Die lokomotorischen Reaktionen der Landasseln auf Licht und Dunkelheit

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Marburg

vorgelegt von

Werner Dietrich
aus Gladbeck (Westf.)

Marburg 1930

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1931

Die lokomotorischen Reaktionen der Landasseln auf Licht und Dunkelheit

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Marburg

vorgelegt von

Werner Dietrich
aus Gladbeck (Westf.)

Marburg 1930

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1931

Als Dissertation angenommen: 25. Oktober 1930
Berichterstatter: Prof. Dr. F. Alverdes
Tag der mündlichen Prüfung: 12. November 1930

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus: „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“,
Bd. 138, Seite 187—232

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Einleitung 187
II. Definition der verwendeten Begriffe 190
III. Das Gesichtsfeld von Oniscus asellus 192
IV. Das Verhalten der Asseln 195
1. Im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung 195
a) Intakt 195
b) Einseitig geblendet 201
2. Unter horizontaler Einwirkung einer einzigen Lichtquelle 203
a) Intakt 204
b) Einseitig geblendet 207
3. Im Zweilichterversuch 211
a) Intakt 211
b) Einseitig geblendet 217
4. Im Versuch mit einem Schirm 220
a) Intakt 220
b) Einseitig geblendet 222
5. Im Vierschirmversuch 223
a) Intakt 223
b) Einseitig geblendet 225
6. Im Versuch mit einer Lichtquelle und einem Schirm 227
V. Zusammenfassung 230
Literaturverzeichnis 231

I. Einleitung.

In der sinnesphysiologischen Literatur der letzten beiden Jahrzehnte trifft man überall auf das Bestreben der Autoren, die mannigfaltigen Orientierungsbewegungen der Tiere auf einen einzigen oder

wenige einfache Reaktionstypen zurückzuführen. Den konsequentesten, aber auch gewaltsamsten Versuch in dieser Richtung stellte die Tropismentheorie von J. Loeb (1899, 1911, 1922) dar, welche die gesamten, zu einer Reizquelle in Beziehung stehenden Bewegungsreaktionen der niederen Tiere in ein einziges Schema zu pressen versuchte. Es würde zu weit führen, die Loebschen Ideen hier auseinanderzusetzen und kritisieren zu wollen; das ist an anderer Stelle bereits genügend geschehen (vgl. z. B.: v. Buddenbrock, 1915). Wesentlich ist folgendes: Die Evertebraten sollen sich bei ihren Orientierungsbewegungen einer Reizquelle gegenüber stets nach dem Reizmengengesetz einstellen, d. h. so, daß die Sinnesorgane beider Seiten von den gleichen Reizmengen getroffen werden. Wird diese Einstellung gestört, wird der Organismus z. B. von der Seite her durch Licht getroffen, so dreht er sich so lange, bis seine Symmetrieebene wieder mit der Richtung der Lichtstrahlen zusammenfällt, und dann bewegt er sich geradlinig auf die betreffende Lichtquelle zu bzw. von ihr weg. Nach dieser Auffassung muß es z. B. einem einäugigen Insekt unmöglich sein, eine Lichtquelle auf geradem Wege zu erreichen.

Einen beträchtlichen Fortschritt gegenüber dieser allzu primitiven Auffassung von dem Verhalten der niederen Tiere stellt die Arbeit A. Kühns über »Die Orientierung der Tiere im Raum« dar, die 1919 erschien. Außer der einfachen tropistischen Reaktion sollen jetzt auch kompliziertere, wie z. B. Fixierbewegungen und solche, in denen ein Erinnerungsfaktor mit hineinspielt, möglich sein. Es werden im ganzen vier Typen gerichteter Reaktionen aufgestellt:

1. Tropotaxis: Erregungssymmetrische Einstellung im Reizfelde.

2. Menotaxis: Bewegungen unter Beibehaltung einer unsymmetrischen Reizverteilung auf den Sinnesflächen (z. B. der Netzhaut).

3. Telotaxis: Fixier- oder Zielbewegungen.

4. Mnemotaxis: Orientierung nach früher empfangenen Reizen (sogenannten Engrammen).

Eine recht große Anzahl der in den letzten zehn Jahren erschienenen, die Orientierung der Tiere im Raum behandelnden Arbeiten basiert auf diesem Schema. Trotzdem aber dürfte der Kühnsche Versuch keine endgültige Lösung darstellen. Schon aus rein logischen Erwägungen ist es meines Erachtens undenkbar, daß sich die gesamten gerichteten Bewegungen, namentlich der höheren Wirbellosen, auf vier einfache Reaktionstypen zurückführen lassen. Brock, der neuerdings vorbildlich das Verhalten des Einsiedlerkrebses *Eupagurus* bei der Nahrungssuche usw. untersucht hat, verzichtet deshalb auch bewußt auf die An-

wendung der Kühnschen Terminologie, ebenso wird man in dem ausgezeichneten Grundriß der vergleichenden Physiologie von v. Buddenbrock (1928) vergeblich danach suchen. Ganz verfehlt, um nicht zu sagen rückschrittlich, erscheint es aber, wenn in einigen neueren Arbeiten wieder das Bestreben auftaucht, die Orientierungsbewegungen hochorganisierter Evertebraten auf das einfachste Schema, das der erregungssymmetrischen Einstellungsreaktion (Tropotaxis) zurückzuführen, wie es z. B. G. Just (1928) bei *Asterias* und A. Müller (1925) bei den Landasseln versuchen. Besonders angreifbar erscheint die letzte Arbeit.

A. Müller kommt, wie gesagt, auf Grund ihrer Untersuchungen zu dem Schlußergebnis, daß sich die Asseln im Lichtfeld stets erregungssymmetrisch einstellen. Ein Teil ihrer Resultate steht nicht im Einklang mit den Befunden früherer Autoren. So stellt nach v. Buddenbrock (1917) die Dunkelspur von *Oniscus asellus* eine Spirale dar, während A. Müller für diese und eine Reihe anderer Isopodenarten unter denselben Bedingungen eine Gerade als Spurbild ermittelte. Weiter stimmt die theoretische Auswertung der von A. Müller im Zweilichterversuch aufgefundenen Spuren nicht überein mit der Erklärung, die v. Buddenbrock (1922) für dieselben Bewegungsbahnen bei verschiedenen Crustaceen gibt.

v. Buddenbrock und Schlieper (1926) haben deshalb diese Arbeit A. Müllers einer Kritik unterzogen. Die beiden Autoren machen darauf aufmerksam, daß die von A. Müller aufgestellte Theorie in manchen Fällen im Gegensatz steht zu den von ihr selbst ermittelten Spurkurven. Besonders sollen diese Unstimmigkeiten hervortreten bei der Beurteilung des Verhaltens der Versuchstiere im Dunkeln und im Zweilichterversuch.

Meine Aufgabe war es, die Untersuchungen A. Müllers über die Lichtreaktionen von Landasseln nochmals eingehend nachzuprüfen und festzustellen, in welchem Umfange die kritischen Bemerkungen von v. Buddenbrock und Schlieper zu Recht bestehen.

Die Arbeiten von Bohn (1905), v. Buddenbrock(1919) und Bierens de Haan (1921) hatten gezeigt, daß die photonegativen Schnecken *Littorina* und *Helix* sich nach schwarzen Schirmen orientieren können. Es lag nahe zu prüfen, ob solche Reaktionen bei den im allgemeinen auch photonegativen Isopoden ebenfalls vorkommen.

Als Versuchstiere benutzte ich die Landisopoden *Oniscus asellus* L. und *Porcellio scaber* Latreille. Das Tiermaterial stammte zum größten Teil aus dem Garten des Marburger Zoologischen Institutes, wo es in Komposthaufen, sowie unter Steinen und Holzstücken aufgefunden

wurde. Die übrigen Tiere sammelte ich während des strengen Winters 1928/1929 in den Gewächshäusern des hiesigen Botanischen Gartens. Die Asseln wurden bei Dunkelheit in Glasgefäßen aufbewahrt, die zur Hälfte mit Erde, Steinen, Holz usw. angefüllt und mit Glasscheiben verschlossen waren. Der Inhalt der Gefäße wurde von Zeit zu Zeit erneuert.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. Alverdes, bin ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine ständige Anteilnahme während ihrer Ausführung zu größtem Dank verpfichtet. Auch Herrn Privatdozenten Dr. C. Schlieper möchte ich an dieser Stelle meinen Dank für seine zahlreichen Ratschläge aussprechen.

II. Definition der verwendeten Begriffe.

Bevor ich zu meinen eigentlichen Untersuchungen übergehe, erscheint es mir zur Vermeidung von Irrtümern notwendig, zwei Begriffe näher zu definieren: erstens den von Kühn (1919) geprägten und auch von A. Müller in ihrer Arbeit verwandten Begriff der Tropotaxis, zweitens den hier neu auftretenden Begriff der Skototaxis.

1. Dem Begriff der Tropotaxis gebe ich die Deutung Kühns aus dem Jahre 1919 (S. 10): »In der Tropotaxis stellen die Tiere sich in einem Reizfelde symmetrisch so ein, daß rechte und linke Seite gleich stark von dem Reiz getroffen werden«; die reflexphysiologische Grundlage dieser Orientierungsart definiert dieser Autor (S. 13): »Die symmetrische Einstellung in einem Reizfeld ist der Ausdruck einer Erregungssymmetrie im Nervensystem und damit einer symmetrischen Anspannung der Muskulatur. Die Erregungssymmetrie kommt dadurch zustande, daß in den Sinnesorganen der rechten und der linken Seite gleich starke Erregungen entstehen, in das Nervensystem einströmen und sich das Gleichgewicht halten«. Ein Tier, bei welchem die ursprüngliche Symmetrie der Receptoren oder der Effektoren gestört worden ist, kann demnach nicht mehr tropotaktisch reagieren. Soweit der von A. Kühn (1919) aufgestellte Begriff der Tropotaxis, den A. Müller unverändert in ihrer 1925 erschienenen Arbeit über die Lichtreaktionen der Landasseln verwendet.

In einer neueren Veröffentlichung äußert sich A. Kühn (1929) zu dem Begriff der Tropotaxis folgendermaßen: »Bei der tropotaktischen Orientierung stellt sich ein bilateralsymmetrischer Organismus zu einer Lichtquelle symmetrisch ein. Die Einstellung kann positiv, negativ oder transversal (Lichtrückeneinstellung) sein. Eine Reaktion wird dadurch ausgelöst, daß die Sehorgane der beiden Seiten ungleich stark

gereizt sind; das Tier dreht sich, bis die Ungleichheit beseitigt ist. Die entsprechenden Sinneszellen der beiden Seiten sind mit antagonistischen Bewegungseinrichtungen verbunden«. — Im Gegensatz zu der im Vorangehenden wiedergegebenen KÜHNschen Definition steht die Angabe von H. MÜLLER (1924), daß der tropotaktisch reagierende Myriopode *Julus fallax* bei einseitiger Blendung im von oben her beleuchteten Versuchsfeld in gerader Richtung läuft. Trotz der Erregungsasymmetrie der Receptoren arbeiten die Lokomotionsorgane beider Körperhälften symmetrisch. Es ist selbstverständlich möglich, diese Reaktionsweise in Übereinstimmung mit H. MÜLLER auf Grund besonderer Reflexbögen zu erklären, aber von einer tropotaktischen Reaktion im Sinne KÜHNS kann dann keine Rede mehr sein.

2. Unter den Organismen, die sich vom Licht in ihrer Orientierung beeinflussen lassen, unterscheide ich solche mit positiver Lichtstimmung von solchen mit negativer, also photopositive und photonegative Individuen. Ist nun mit dieser Orientierung eine Bewegung zur Lichtquelle hin oder von ihr weg verbunden, so sprechen wir von positiv bzw. negativ phototaktischer Reaktionsweise. Photonegatives Verhalten kann sich aber auch noch in anderer Weise äußern: ein Tier vermag auf eine innerhalb eines beleuchteten Feldes befindliche, dunkle Stelle so zu reagieren, daß es auf sie zu läuft. Eine solche Reaktion bezeichne ich als positiv skototaktisch. Ob es das Gegenteil dazu, die negative Skototaxis, gibt, erscheint mir aus rein theoretischen Vorstellungen heraus unwahrscheinlich. Erst auf Grund des experimentellen Nachweises dieser Reaktionsform könnten wir sie neben die drei anderen stellen.

Wenn man nun sagt, ein photonegatives Tier läuft vom Licht fort ins Dunkle, so mag es auf den ersten Blick scheinen, als sei die positive Skototaxis identisch mit der negativen Phototaxis, als würde also für eine bereits bekannte Erscheinung nur wieder ein neues Wort geprägt. Das ist aber nicht der Fall; denn wenn wir von negativer Phototaxis sprechen, so soll damit nur ausgedrückt werden, daß das Tier sich nach dem Licht orientiert und durch seine negative Lichtstimmung vom Reizort weggeführt wird und so ins Dunkle kommt. Bewegt sich aber ein Tier von der Lichtquelle weg gerichtet zu einer umgrenzten, dunklen Stelle seines Gesichtsfeldes hin, so tritt neben die negative Phototaxis noch die positive Reaktion auf diese dunkle Stelle, so daß wir also hier eine Orientierung nach zwei Reizspendern, einem hellen und einem dunklen, vor uns haben. Der Zusammenhang zwischen negativer Phototaxis und positiver Skototaxis besteht eben darin, daß beide Orientierungsformen eine negative Lichtstimmung voraussetzen.

III. Das Gesichtsfeld von Oniscus asellus.

Nach Grenacher (1879) sind die Augen der Isopoden als Facettenaugen anzusehen, da das Einzelauge in seinem Aufbau mit einem Ommatidium übereinstimmt. Bei *Oniscus asellus* besitzt jedes Auge 19 Ommatidien, die in vier Reihen so angeordnet sind, daß auf die beiden untersten je 6, auf die nächste 4 und die oberste 3 Einzelaugen entfallen (s. Abb. 1).

Die Ausdehnung des Gesichtsfeldes wurde an Schnitten bestimmt. Als Fixierungsflüssigkeit diente Henningsche Lösung mit 5%iger Salpetersäure. In diesem Gemisch mußte ich die Objekte längere Zeit, und zwar etwa 12 Stunden, liegen lassen, damit die Kalkeinlage des Chitinpanzers aufgelöst wurde. Es erwies sich als das Geeignetste, zunächst

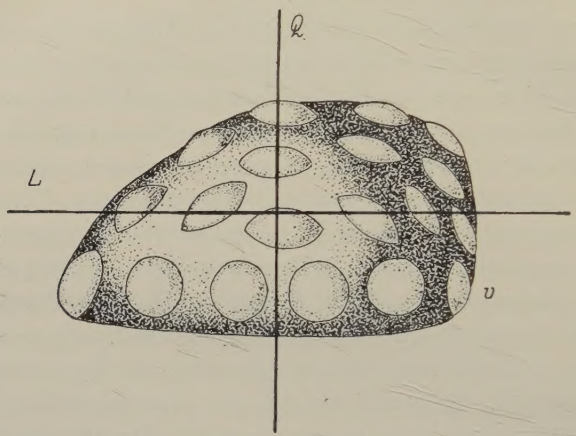


Abb. 1. *Oniscus*. Seitenansicht eines Auges. *v* vorn, *Q* Querschnittrichtung, *L* Längsschnittrichtung.

die ganzen Tiere 10 Stunden in die Lösung zu bringen, sodann die Köpfe abzutrennen und diese noch weitere zwei Stunden in dem Fixierungsmittel zu lassen. Darauf wurde etwa $1^1/_2$ Stunden gewässert und über Alkohol und Xylol in Paraffin eingebettet. Die Schnittdicke betrug 10μ.

In Abb. 2a ist ein schematisierter Querschnitt parallel zur Linie *Q* der Abb. 1 durch das Auge des *Oniscus* dargestellt. Die eingetragenen Linien geben einen vertikalen Sehwinkel von 125° an. Der dazu senkrechte Schnitt, Abb. 2b, parallel zur Linie *L* der Abb. 1, zeigt, daß die Achse des hintersten Ommatidium mit der Medianebene des Kopfes einen Winkel von 160° bildet. Wie aus Abb. 3 hervorgeht, ist die Kopfachse *Kpa*, d. h. eine in der Kopfmedianen verlaufende Parallele zur Kopfbasis, nicht die Verlängerung der Körperachse *Kra*, da der Kopf in bezug auf den übrigen Körper um etwa 25° geneigt ist. Diese Schräg-

stellung des Kopfes ermöglicht es dem Tier, auch vor ihm liegende Objekte wahrzunehmen; bildete die Kopfbasis die Verlängerung der Körper-

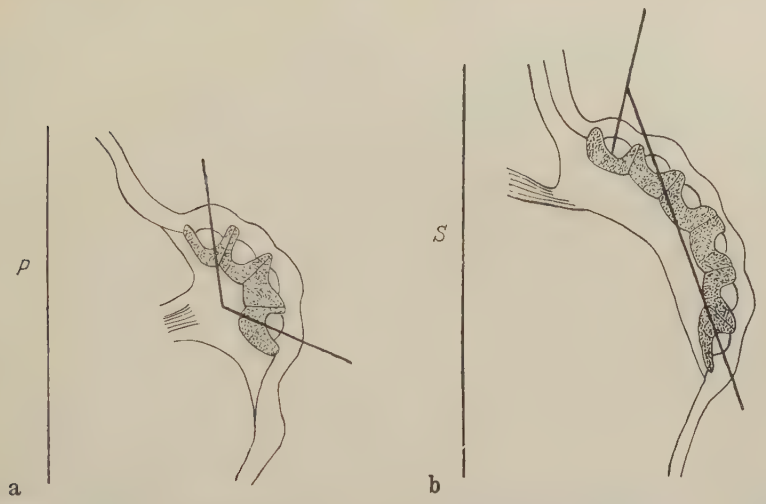


Abb. 2. *Oniscus.* a Querschnitt durch das Auge. *P* eine in der Paramedianen (= Parallelebene zur Medianen) des Kopfes vertikal verlaufende Gerade. b Längsschnitt durch das Auge. *S* Senkrechte auf *P*.

basis, dann würden die vorderen Ocellen schräg nach oben blicken, so aber sind sie entsprechend nach vorn gerichtet. Während das hintere

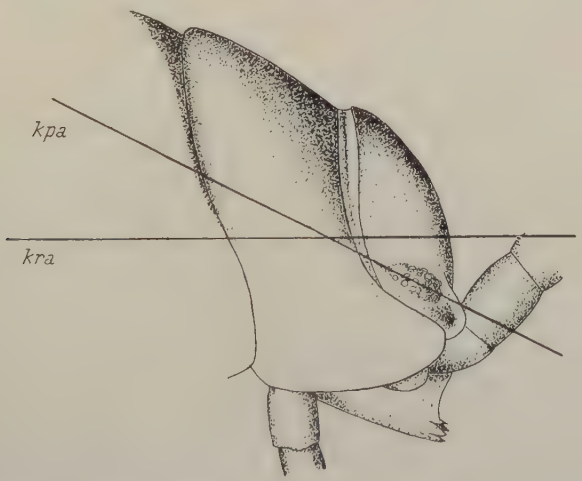


Abb. 3. *Oniscus.* Vorderer Körperteil von der Seite. *Kpa* Kopfachse, *Kra* Körperachse.

Ommatidium nach wie vor einen Winkel von 160° mit der Kopfmedianen bildet, verändert sich der vordere Sehbereich recht wesentlich.

Da die nach vorn gerichteten Ommatidien auch noch nach oben und zur Kopfmedianen geneigt sind, läßt sich an einem einzigen Schnitt nicht der ganze Gesichtswinkel in der Horizontalen feststellen, jedoch kann man aus einer Reihe von Schnitten bestimmen, daß das vorderste Einzelauge um einen Winkel von etwa 15° nach der Medianebene zu geneigt ist, so daß das Blickfeld auf jeder Seite annähernd 75°, im ganzen also ungefähr 320° umfaßt. Abb. 4 gibt ein Bild des gesamten Gesichtsfeldes von *Oniscus* in der Vertikalen und in der Horizontalen.

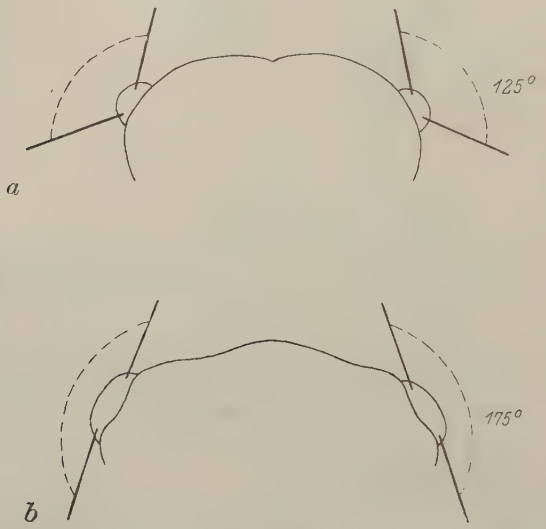


Abb. 4. *Oniscus*. Gesichtsfeld bei Berücksichtigung der Blickrichtung sämtlicher Ocellen, a in der Vertikalen, b in der Horizontalen.

Bei der Beurteilung der angegebenen Winkelwerte ist zu beachten, daß die Schenkel von denjenigen Strahlen gebildet werden, die in der Mitte der Cornea in senkrechter Richtung auffallen und dadurch ungebrochen durch den Kristallkegel gehen. Es dürften aber auch noch solche Strahlen wirksam sein, die parallel zur Achse bzw. ein wenig schräg einfallen. Die Sehwinkel sind wahrscheinlich also in Wirklichkeit noch etwas größer, als es hier angegeben ist.

A. Müller hat derartige genaue Bestimmungen des Gesichtsfeldes nicht vorgenommen. Aus ihrer Deutung der Versuchsergebnisse geht hervor, daß sie mit einem horizontalen Gesichtsfeld von nur 180° rechnet, eine Voraussetzung, die, wir hier gezeigt wurde, unrichtig ist und schuld an einem Teil ihrer Fehlschlüsse ist.

IV. Das Verhalten der Asseln.

1. Im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung.

a) Intakte Tiere.

Über das Verhalten von Landasseln im Dunkeln liegen bisher zwei einander widersprechende Angaben vor. Während v. Buddenbrock (1917, 1928) an *Oniscus asellus* fand, daß sich Isopoden im Dunkeln auf einer Spiralbahn fortbewegten, stellte A. Müller (1925) an *Armadillidium cinereum*, *Cylisticus convexus*, *Oniscus asellus*, *Porcellio scaber* und *Trichoniscus ripuarius* fest, daß die von ihnen auf dem Rußpapier hinterlassenen Spuren immer nur Gerade darstellten. Es erschien daher wünschenswert, den Weg, den Asseln im Dunkeln zurücklegen, nochmals zu untersuchen; zu diesen Experimenten verwandte ich *Oniscus*.

Um die Bewegungen der Tiere beobachten zu können, benutzte ich eine Rubinglaslampe, die für die Asseln keinen nachweisbaren Helligkeitswert besaß. Das Versuchsfeld bestand aus einem 70 × 100 cm großen, hellbraunen Pappkarton, der glatt auf eine Tischplatte aufgelegt war. Die Isopoden wurden vor jedem Einzelversuch für einige Zeit unter eine mit schwarzem Papier lichtdicht verklebte, runde Schale mit einem Durchmesser von 5 cm gebracht. Da die Verletzung irgendeines Organes, wie z. B. der Fühler oder Extremitäten, das Versuchsergebnis unter Umständen hätte verändern können, wurden die Tiere vor und nach jeder Versuchsreihe sorgfältig unter dem Binokular untersucht und alle Resultate ausgeschaltet, die an einem beschädigten Versuchsobjekt erzielt worden waren. Um die Spur, die der *Oniscus* auf dem Karton beschrieb, festzuhalten, benutzte ich anfangs die sonst übliche Rußpapiermethode; doch da sich der Ruß häufig an den Beinhaaren ansammelte, sah ich mich nach einem geeigneteren Verfahren um, denn möglicherweise war der Ruß imstande, die Art der Fortbewegung irgendwie zu beeinflussen. Ich verfuhr deshalb späterhin so, daß ich mit einem langen, weichen Bleistift die Spur hinter dem Tier nachzog, jedoch blieb stets zwischen Tier und Bleistift ein Mindestabstand von 5 cm; auf diese Weise konnte die Assel durch den ihr nachfolgenden Stift nicht irritiert werden. Zur Kontrolle wurde von Zeit zu Zeit mit der Rußpapiermethode gearbeitet, damit nicht der Einwand erhoben werden kann, daß der Unterschied zwischen meinen Versuchsergebnissen und denen der früheren Autoren auf die angewandte Methode zurückzuführen sei. Ich fand jedoch, daß sich bei der Anwendung beider Verfahren die Spuren nicht voneinander unterschieden. Nach beendeten Versuchen wurden jedesmal die Spurbilder vermittels des Pantographen um $^1/_4$ verkleinert zu Protokoll gebracht.

Auf Grund meiner Untersuchungen stellte sich heraus, daß sowohl die Angaben v. Buddenbrocks wie auch die A. Müllers insofern zu Recht bestehen, als die Asseln bei Lichtabschluß in gleicher Weise auf Geraden und Spiralen laufen (s. Abb. 5, 6 und 7). Prüfen wir die Dunkelspuren ein und desselben Tieres, so finden wir, daß es nicht etwa stets nur geradlinige oder nur nach derselben Seite gebogene Spuren hinterließ, sondern die Spurbilder eines *Oniscus* konnten die größte Mannigfaltigkeit aufweisen. Zum Beispiel ist bei dem durch Abb. 7 wiedergegebenen Versuch, der etwa $^1/_2$ Stunde in Anspruch nahm, in Spur 1

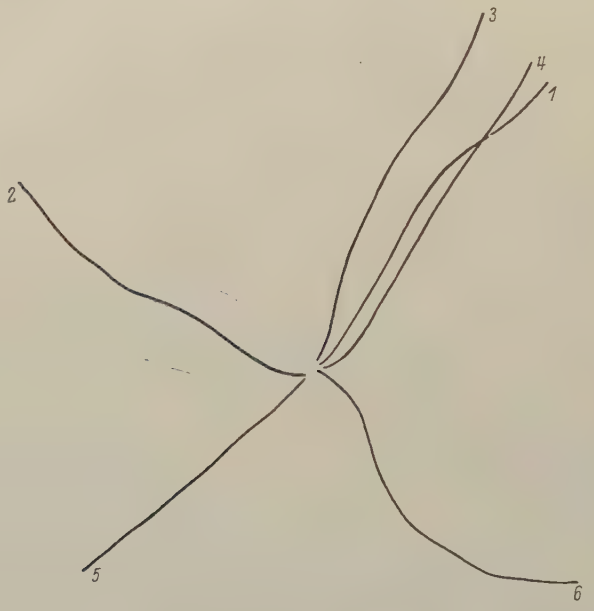


Abb. 5. *Oniscus*. Dunkelspur.

und 2 eine Neigung nach links vorhanden; bei 3 bewegte sich das Tier zunächst auf einer Spiralbahn nach rechts, um jedoch zum Schluß wieder nach links abzuweichen. Spur 4 zeigt ausschließlich eine Tendenz nach links, die bei 5 anfangs noch schärfer zum Ausdruck kommt, dann aber läuft das Tier in der zweiten Hälfte seiner Bahn geradlinig, und schließlich in 6 wird die bisher vorherrschende Linkstendenz durch eine sehr ausgesprochene Rechtstendenz abgelöst. Während wir hier schon innerhalb einer einzigen Versuchsreihe einen Wechsel zwischen geraden Bahnen und sowohl nach rechts wie nach links gewandten Bögen erkennen, war sonst im allgemeinen eine größere Anzahl von Versuchen

nötig, um zu zeigen, daß die einzelnen Asseln keineswegs starr nach einem bestimmten Schema laufen. Dabei war häufig zu beobachten, daß ein Versuchstier beispielsweise an einem Tage eine eindeutige Tendenz zur einen Seite besaß, an einem anderen Tage ausschließlich Spiralbewegungen zur entgegengesetzten Seite beschrieb, während es bei der dritten Untersuchung sich ungefähr auf geraden Bahnen fortbewegte. Derartige Ergebnisse zeigen, daß die Bewegungsweise sich leicht ändert; gleichzeitig aber lehren sie, wie wesentlich bei den Untersuchungen das wiederholte Beobachten ein und desselben Individuums ist.

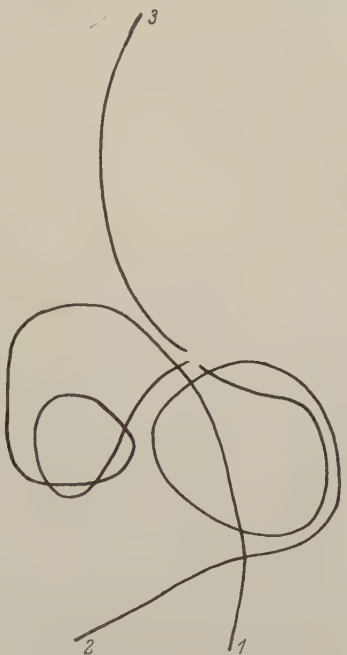


Abb. 6. *Oniscus*. Dunkelspur.

Worauf ist ein solcher Wechsel im Verhalten der einzelnen Tiere zurückzuführen? Zur Erklärung ihrer Befunde, daß die Asseln sich im Dunkeln geradlinig fortbewegen, nimmt A. Müller an, diese Lokomotionsart resultiere aus der gleichmäßigen Hebelwirkung der nahe der Körpermitte ansetzenden Beine. Unerklärt bleibt dann aber die Möglichkeit einer Abweichung nach rechts oder links. Nach v. Buddenbrock soll die von ihm gefundene Spiralbahn einerseits bedingt sein durch das Fehlen einer optischen Orientierungsmöglichkeit und andererseits durch eine asymmetrische Ausbildung der Bewegungsorgane beider Körperseiten. Nimmt man nun an, es sei bei den einzelnen Individuen die Asymmetrie in verschiedenem Maße entwickelt, so würde sich hieraus ergeben: je stärker die Asymmetrie in der Ausbildung der Beine ist, um so gekrümmter muß die Bahn sein, und je geringer der Unterschied zwischen den beiden Körperseiten, um so ähnlicher wird die Fortbewegung einer Geraden werden. Jedoch setzt diese Anschauung voraus, daß jedes Einzeltier immer nur auf ein und dieselbe Weise im Dunkeln sich fortbewegt. Da aber nach meinen Versuchsergebnissen bei demselben Tier nicht nur der Grad der Abweichung, sondern auch der Drehsinn wechselt, oder die Spiralbewegung einer geradlinigen

Lokomotion Platz machen kann, so ist die Annahme einer Asymmetrie der Bewegungsorgane nicht mehr ausreichend.

Um festzustellen, in welchem Umfange eine Asymmetrie der Beine auf das Aussehen der Spur von Einfluß ist, wurden einigen Asseln an einer Körperseite zwei oder drei Beine vollständig entfernt. Wäre die Ausbildung des Lokomotionsapparats die Ursache für die verschiedene Gestaltung der Bahn, so müßten die Tiere jetzt dauernd nur zur operierten Seite Kreise beschreiben, da durch die Amputation eine sehr weitgehende Asymmetrie der beiderseitigen Bewegungsorgane herbeigeführt worden ist. Solches Verhalten ermittelte A. Müller bei der-

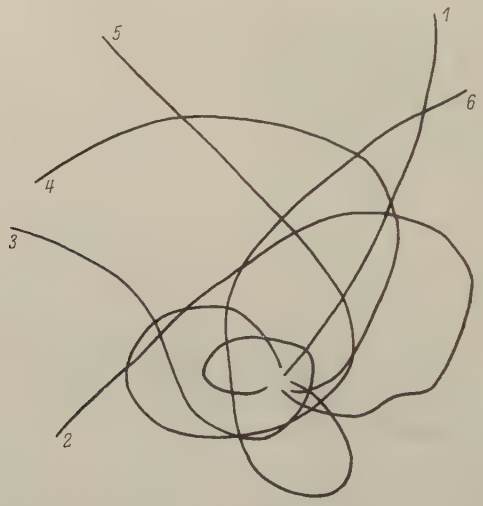


Abb. 7. *Oniscus*. Dunkelspur.

artig verletzten Tieren, und die Autorin sieht darin einen Beweis für ihre Erklärung der geradlinigen Lokomotion intakter Isopoden im Dunkeln; denn nun wäre die Hebelwirkung der Beine auf beiden Seiten verschieden, woraus natürlich ein gleichmäßig gekrümmter Bogen als Spurbild resultieren müßte. Bei meinen Versuchen ergab sich jedoch ein ganz anderes Bild, da außer den zur operierten Seite auftretenden Kreisen auch solche zur intakten Seite ausgeführt wurden, und zwischen diesen beiden Grenzfällen alle möglichen Zwischenstufen, einschließlich gerader Linien, auftraten; eine bestimmte Seite wurde keineswegs bevorzugt. Hieraus ergibt sich, daß eine natürliche bzw. künstlich herbeigeführte Asymmetrie in den Bewegungsorganen beider Seiten die Lokomotion nicht beeinflußt, sondern es muß für die Abweichungen von der Geraden ein anderer Faktor verantwortlich sein. Bei Ausschaltung

jeglicher äußerer Reize kann hierfür nur das Zentralnervensystem in Betracht kommen, indem die asymmetrische Lokomotion bestimmt wird durch asymmetrische Erregungen der beiden Körperseiten. Je größer die Differenz zwischen den Impulsen, welche der rechten und linken Beinreihe zufließen, um so mehr krümmt sich die Bahn nach der jeweils schwächer erregten Seite, und je geringer der Unterschied, um so geradliniger bewegt sich das Tier fort. Der beständige Wechsel der von ein und demselben Tier herrührenden Spuren kann also nicht auf morphologischer, sondern nur auf nervenphysiologischer Grundlage erklärt werden.

Es erhob sich nun die Frage, ob diese asymmetrischen Erregungen durch Helligkeit als solche aufgehoben werden können. Zu diesem Zweck wurde das Versuchsfeld durch eine Lampe von 40 bzw. 200 Watt beleuchtet, die sich in einer Höhe von 50 cm über dem Mittelpunkt befand. Um jede Orientierungsmöglichkeit nach anderen Punkten als der gebotenen Lichtquelle zu vermeiden, war bei diesen wie auch bei allen später zu besprechenden phototaktischen Versuchen der Tisch mit einer 15 cm hohen, schwarzen Wand umgeben.

Das Ergebnis war bei beiden angewandten Lichtintensitäten dasselbe wie bei der zuvor benutzten schwachen roten Lampe. Auch hier traten Gerade, Bogen, Spiralen u. ä. als Spurbilder auf; mithin ist Helligkeit als solche, sofern sie nur dem Tier keine Orientierungsmöglichkeit bietet, nicht imstande, eine gerichtete Lokomotion hervorzurufen (s. Abb. 8).

Auch diese Resultate weichen erheblich von denen ab, die A. Müller bei ihren Versuchen erzielte. Sie ermittelte bei Oberbeleuchtung stets eine geradlinige Fortbewegung, gleichgültig, ob die Versuchsobjekte intakt oder durch das Fehlen eines oder mehrerer Beine beschädigt waren; während also ihre normalen Tiere im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung auf gerader Bahn liefen, sollen sich die verletzten Individuen im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung ganz verschieden verhalten. Bei meinen Untersuchungen dagegen zeigten sowohl intakte als auch verletzte Exemplare bei Oberbeleuchtung dasselbe Verhalten wie bei Lichtabschluß.

Die geraden Bewegungsbahnen sowohl der intakten als auch der geschädigten Versuchsobjekte erklärt A. Müller durch Tropotaxis: das Tier muß sich geradlinig fortbewegen, da beide Receptoren eine gleich große Reizmenge aufnehmen und daher beide Körperseiten gleichmäßig erregt werden. An und für sich läßt sich natürlich eine solche Lokomotion der unversehrten Isopoden sehr wohl durch die An-

nahme einer erregungssymmetrischen Einstellung erklären, jedoch wäre es wie bei den Dunkelspuren ebenso gut möglich gewesen, die gerade gestreckte Bahn durch eine »gleichmäßige Hebelwirkung« der Extremitäten zu begründen. Zu den Lokomotionen der geschädigten Tiere bemerken schon v. Buddebbrock und Schlieper (1926), daß der Begriff der Tropotaxis nach Kühn (1919) keineswegs nur eine Gleichheit der sensorischen Erregung verlangt, sondern genau so gut eine Gleichheit der beiderseitigen Effektoren. Der gesamte Apparat muß eben symmetrisch sein. Eine geradlinige Fortbewegung im Hellen von seiten

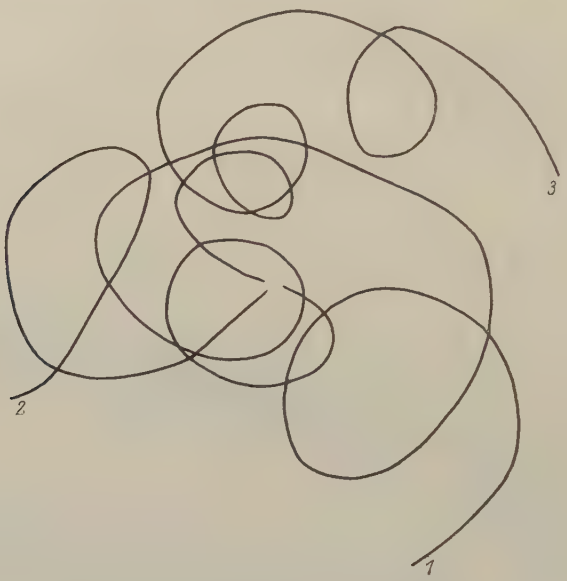


Abb. 8. *Oniscus*. Spur bei Oberbeleuchtung.

solcher Tiere, deren lokomotorischer Apparat asymmetrisch ist, könne nicht durch Tropotaxis erklärt werden, sondern beweise gerade das Gegenteil. Daraus ergibt sich, daß die von A. Müller bei Oberbeleuchtung gefundene Lokomotionsart intakter Asseln nicht als eine tropotaktische Reaktion anzusehen ist, sondern als ein Vorgang, der auf dieselbe Art zustande kommt wie im Dunkeln. Diese Folgerung stimmt mit meinen Beobachtungen überein, da das Verhalten meiner Versuchstiere im Dunkeln identisch war mit dem bei Lichteinfall von oben. Eine Lichttonuswirkung kommt bei meinen Versuchen noch weit weniger als bei denen A. Müllers als Erklärung in Betracht, da noch nicht einmal die dazu unbedingt notwendige, gerade Lokomotion ein-

gehalten wurde. Die von mir beobachteten verschiedenen Bewegungstypen sind auch bei Oberbeleuchtung auf rein zentral bedingte, asymmetrische Erregungen beider Körperseiten zurückzuführen, die im Hellen genau so wie im Dunkeln veränderlich sind.

b) Einseitig geblendete Tiere.

Nach A. Müller soll eine Blendkappe auf die Assel einen Reiz in der Art ausüben, daß sie im Dunkeln Kreise zur ungeblendeten Seite

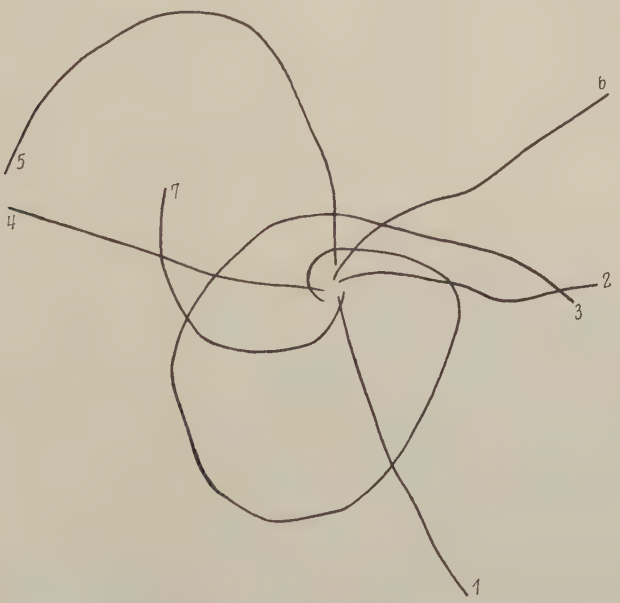


Abb. 9. *Oniscus*, rechts geblendet: Dunkelspur.

hin beschreibt. H. Müller (1924) dagegen fand bei dem Myriopoden *Julus* keine durch die Blendung hervorgerufene Veränderung der sonst geradlinigen Lokomotion.

Die Blendung meiner der Gattung *Oniscus* angehörenden Versuchstiere führte ich nach den Angaben der beiden erwähnten Autoren unter dem Binokular mit Asphaltlack aus.

Auch diesmal waren meine Ergebnisse nicht mit denen von A. Müller in Einklang zu bringen, da bei meinen Versuchen keine Auswirkungen eines Blendreizes zu beobachten waren, die geblendeten Tiere sich vielmehr genau so wie die intakten verhielten. Falls überhaupt ein Blendreiz vorliegen sollte, führte er auf jeden Fall bei der

Lokomotion nicht zur Bevorzugung irgendeiner Seite. So zeigt z. B. Abb. 9 das Spurbild eines rechts geblendeten *Oniscus*, der im Dunkeln teils nach rechts (Spur 3 und 7), teils nach links (Spur 5) abwich und zuweilen gerade Bahnen (Spur 1, 4 und 6) zurücklegte.

Setzen wir ein einseitig geblendetes Tier in das von oben her beleuchtete Versuchsfeld, so kann man auch hier wieder keine Änderungen in der Lokomotion feststellen. Ohne Bevorzugung einer Körperseite

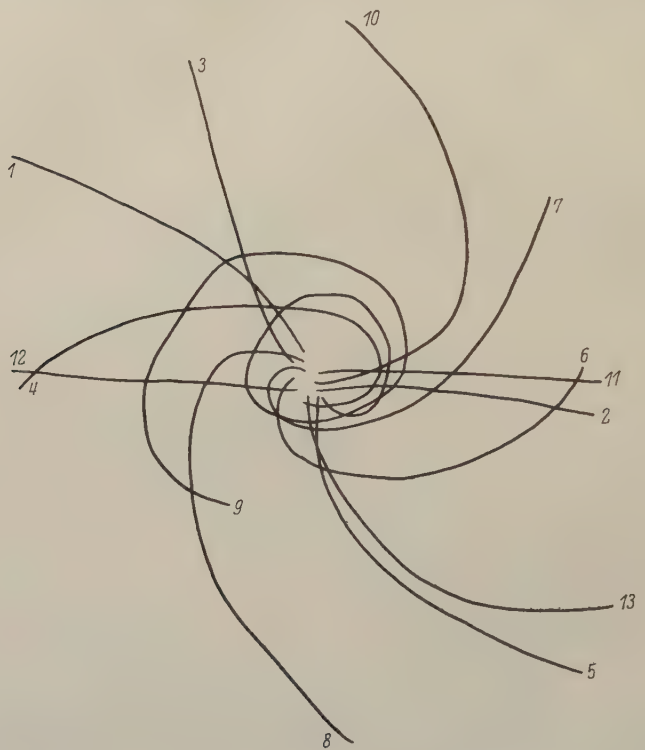


Abb. 10. *Oniscus*, rechts geblendet: Spur bei Oberbeleuchtung.

konnte ein und dasselbe Tier zur geblendeten wie auch zur ungeblendeten Seite von der geraden Bahn abweichen. Diese Ergebnisse sind gewonnen zum Teil aus Beobachtungen an demselben Individuum während mehrerer Tage, zum Teil stammen sie aus einem einzigen Versuch. Abb. 10 stellt die Spuren eines photonegativen *Oniscus* dar, der im allgemeinen zur sehenden Seite hin abwich, daneben aber auch einmal eine Kreisbewegung mit demselben Richtungssinn (Anfang von Spur 9) und zuweilen gerade Bahnen (Spur 3 und 12) zurücklegte. — Im Gegensatz

zu diesen Resultaten stehen die Untersuchungen von A. Müller, die beim einseitig geblendeten, photonegativen Isopoden im Hellen eine Kreisbewegung zur geblendeten, beim photopositiven zur sehenden Seite hin ergaben. Als Erklärung führt sie die Lichttonuswirkung an. Ausnahmefälle bilden ihrer Meinung nach Interferenzerscheinungen zwischen Blend- und Lichtreiz, so daß z. B. bei einer Geraden sich die beiden Reize die Wage halten würden. Eine solche Einwirkung von zwei Faktoren als Erklärung meiner Befunde an einseitig geblendeten Tieren bei Oberbeleuchtung heranzuziehen, ist deshalb unmöglich, weil einmal schon das intakte Tier keine Reaktion auf das von oben her einfallende Licht zeigte und weil andererseits nach den Beobachtungen im Dunkeln ein Blendreiz nicht nachweisbar war. Berücksichtigt man aber, daß sowohl der intakte *Oniscus* im Hellen als auch der einseitig geblendete im Dunkeln während seiner Fortbewegung zentral bedingten, asymmetrischen Erregungen unterliegt, so muß auch derselbe Faktor die Lokomotion des einseitig geblendeten Tieres bei Oberbeleuchtung beeinflussen.

2. Unter horizontaler Einwirkung einer einzigen Lichtquelle.

Wenn auch die Isopoden bei den Lichtuntersuchungen im allgemeinen negativ reagieren sollen, so finden wir doch bei einigen Autoren Angaben, aus denen hervorgeht, daß das Verhalten dem Licht gegenüber durchaus nicht ausnahmslos das gleiche bleibt. So gibt beispielsweise Abbot (1918) an, daß einige seiner Versuchsobjekte positiv reagierten. Während er ein positives Verhalten bei *Porcellio* auf Trockenheit bzw. längeren Aufenthalt im Hellen zurückführen konnte, gelang es ihm nicht, den Faktor zu ermitteln, der bei *Oniscus* eine Positivierung hervorzurufen vermochte. Auch A. Müller erwähnt positive Tiere der Arten *Armadillidium*, *Cylisticus*, *Oniscus*, *Porcellio* und *Trichoniscus*. Nach ihren Angaben soll auch *Armadillidium* bei längerer Belichtung zur positiven Lichtstimmung übergehen.

Bei meinen Versuchen mit *Oniscus* konnte ich ebenfalls beobachten, daß ein zunächst photonegatives Tier plötzlich positiv wurde (z. B. Abb. 16). Diese Umstellung der Lichtstimmung konnte durch einen längeren Aufenthalt im Hellen experimentell nicht herbeigeführt werden. Andererseits verhielt eine Anzahl von Tieren sich stets positiv, obwohl sie unter denselben Bedingungen gehalten wurden wie die photonegativen Tiere. Auch durch Sauerstoffmangel, der herbeigeführt wurde durch Einleitung von Kohlensäure in ein Gefäß, in dem sich die Tiere aufhielten, wie auch durch Änderung des Feuchtigkeitsgrades ließ sich

der Sinn der Phototaxis nicht beeinflussen; ebensowenig spielten eine bevorstehende oder soeben überstandene Häutung oder Hunger eine Rolle.

a) Intakte Tiere.

Während die bisher geschilderten Lichtversuche bei Oberbeleuchtung stattgefunden hatten, wurde die Lampe jetzt in Höhe des Ver-

Abb. 11. *Oniscus*, photonegativ: bei horizontalem Licht.

suchsfeldes angebracht, so daß den Asseln dadurch die Möglichkeit gegeben wurde, sich optisch zu orientieren. Die Entfernung der Reizquelle vom Startpunkt betrug 45 cm.

Man hätte erwarten sollen, ein photonegatives Tier würde immer so von der Reizquelle fortlaufen, daß das Licht genau hinter ihm läge, allein wie wir z. B. aus Abb. 11 ersehen, konnten die Tiere auch Richtungen einschlagen, die mit dem erwarteten Weg einen mehr oder weniger großen, bis zu 90° betragenden Winkel, den Startwinkel,

bildeten. (Vgl. auch Abbot, Fig. 5, S. 204). Die Stellung der Assel im Augenblick des Startes war für die sodann durchlaufene Spur bedeutungslos. Wenn z. B. die rechte Seite vom Licht getroffen wurde, so konnte das Tier ebenso gut eine Wendung nach links wie nach rechts ausführen, oder aber diese Stellung zum Licht bei der dann einsetzenden Lokomotion beibehalten. Aus den Spuren 2 und 7 (Abb. 11) kann man ferner erkennen, daß das Tier an der einmal eingeschlagenen Richtung nicht unbedingt festhalten mußte, sondern daß es sie auch ändern konnte. In den meisten Fällen bestand ein derartiger Richtungswechsel in einer Korrektur der Einstellung zur Reizquelle und war am häufigsten bei großem Startwinkel zu beobachten. Aber nicht alle bei diesen Versuchen auftretenden Bögen weisen eine so klare Beziehung zur Lichtquelle auf, sondern sie können offenbar auch durch sonstige, von ihr unabhängige Impulse hervorgerufen werden (Abb. 11, Spur 1, 5 und 9). Die Spurkurve einer solchen Assel wird also durchaus nicht immer von der Lage der Lichtquelle bestimmt, sondern sie kann auch durch innere, mit der augenblicklichen Reizsituation nicht in unmittelbarer Beziehung stehende Impulse beeinflußt werden.

A. Müller gibt in ihrer Arbeit an, photonegative Asseln stellten sich bei horizontalem Lichteinfall stets so ein, daß sie die Lampe hinter sich hätten. Bei der Erklärung dieser Reaktion übernimmt sie den von H. Müller (1924) für das Verhalten des *Julus* geprägten Begriff des Indifferenzfeldes, d. h. auch die Isopoden befinden sich nach ihrer Meinung bei dieser Orientierung zum Licht in einem indifferenten Zustand. Da die Fortbewegung geradlinig vom Licht wegführe, soll kein Lichtreiz das Auge treffen können, bei der geringsten Drehung des Kopfes aber fiele das Licht in den einen Receptor und dadurch soll eine Wendung zur ungereizten Seite hervorgerufen werden. Diese Deutung trifft aber nicht bei allen der von der Autorin wiedergegebenen Spurbildern zu. In einem Versuch, Abb. 6a, S. 123, wurde das Tier z. B. anfänglich von hinten, dann von vorn beleuchtet. Den Weg, den das Tier auf Grund des zuletzt einwirkenden Reizes einschlug, bildete mit der Richtung der Lichtstrahlen einen Winkel von 135° bzw. 150°. Berücksichtigt man, daß die Achse des hintersten Ommatidium mit der Medianebene des Kopfes einen Winkel von 160° bildet, so mußte in dieser Lage das eine Auge vom Licht getroffen werden, während das andere völlig ungereizt war. Theoretisch müßte nach A. Müller dieser Isopode infolgedessen eine Wendung zur ungereizten Seite ausführen, doch trat diese Reaktion in Wirklichkeit nicht ein, vielmehr bewegte sich das Tier in diesem durchaus nicht reizlosen Zustand weiter.

Ähnliche Abweichungen von jener Richtung, deren Startwinkel gleich Null ist, fand Herter bei verschiedenen Fisch- und Entenegeln (1929) und bei *Nereis* (1926). Die Reaktionen der Egel führt der Autor auf Photophobie zurück, zu deren Erklärung die zahlreichen zwischen den einzelnen Schritten ausgeführten Suchbewegungen herangezogen werden. Bei *Nereis* soll es sich um Phototropotaxis handeln, die durch die verschiedene Wirkungsweise der vorderen und hinteren Augen ausgelöst wird.

Wie liegen nun die Verhältnisse bei den Asseln? Nach den Ausführungen von Herter soll sowohl bei negativer Phototropotaxis als auch bei Photophobie Reizung eines Auges ein Abweichen zur ungereizten Seite zur Folge haben, und zwar bei der Tropotaxis zur Herstellung des Erregungsgleichgewichts, bei phobischer Reaktion zum Aufsuchen geringerer Lichtintensität. Gemäß der von mir protokollierten Spuren läuft *Oniscus* häufig so von der Reizquelle weg, daß ein Teil des Auges, bei einem Startwinkel von 90° sogar fast das ganze Auge vom Licht getroffen wird. Die nach A. Müller zu erwartende Wendung zur anderen Seite fand aber nicht statt. Wie ich schon oben an einem Beispiel aus der Arbeit dieser Autorin ausführte, ist eine derartige Lokomotion nicht mit der Annahme eines Indifferenzfeldes und damit auch nicht mit der Tropotaxislehre zu vereinbaren. Daß sie auch nicht mit phobischem Verhalten in Einklang zu bringen ist, geht aus den Angaben Herters hervor, auch müßten dabei gemäß der Versuchs- und Irrtumsmethode Pendelbewegungen des die Receptoren tragenden Kopfes zu beobachten gewesen sein. Da solche aber keineswegs auftraten, muß es sich um eine gerichtete Bewegung handeln, wie man auch aus dem ganzen Gebaren des Tieres schließen kann. Bei gerichteten Bewegungen unterscheidet Kühn, abgesehen von Mnemotaxis, wie oben erwähnt, Tropotaxis, Telotaxis und Menotaxis. Fragen wir uns, ob die Reaktionen unserer Asseln sich in eines dieser Schemata einordnen lassen. Daß sie durch Tropotaxis nicht zu erklären sind, war bereits oben ausführlich bewiesen. Aber auch eine telotaktische Orientierung liegt hier nicht vor, da das Tier überhaupt kein bestimmtes Ziel vor sich haben konnte. Ebenso findet das Verhalten durch Menotaxis keine genügende Erklärung, da die Winkel, die mit den einfallenden Lichstrahlen gebildet wurden, nicht konstant sind. Wir sehen also, daß keine der von Kühn aufgestellten Reaktionstypen diese Bewegungsvorgänge hinreichend erklären kann. Daher können wir in diesem Fall nur sagen, daß auf das Licht bezogene Fluchtbewegungen vorliegen. Durch seine negative Lichtstimmung wird *Oniscus* veranlaßt, vom

Reizort wegzulaufen, ohne daß der Reiz ihn zum Einhalten eines genau bestimmten Weges zu zwingen vermag.

Entgegen dem negativen *Oniscus* zeigten die photopositiven Tiere ein viel einheitlicheres Verhalten, indem sie in gerader Richtung auf die Lichtquelle zuliefen (Abb. 12). A. Müller, deren positive Versuchstiere in eben derselben Weise sich verhielten, sieht diese Beibehaltung der geraden Richtung als einen Beweis für Tropotaxis an: das Tier stellt sich so ein, daß beiden Receptoren eine gleich große Reizmenge zukommt. Andererseits kann man aber meines Erachtens in diesem Verhalten eine zielgerichtete Bewegung sehen, die ebenfalls eine geradlinige Lokomotion zur Folge hat. Gegen Tropotaxis spricht die Bewegung der intakten und einseitig geblendeten Tiere bei Oberbeleuchtung, wo sie, wie erwähnt, keine Lichttonuswirkung erkennen ließen; jedoch kann das Fehlen der letzteren wiederum als Stütze für die Annahme einer Telotaxis gelten, indem allein ein Marschrichtungspunkt derartig genau gerichtete Bewegungsbahnen hervorzurufen vermag. Eine endgültige Entscheidung über das Wesen dieser Reaktionen kann erst die Beobachtung des einseitig geblendeten photopositiven Tieres erbringen.

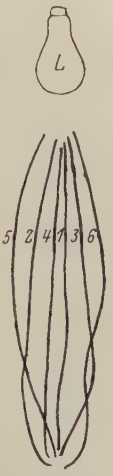


Abb. 12. *Oniscus*, photopositiv: bei horizontalem Licht.

b) Einseitig geblendete Tiere.

Einen weiteren Beweis dafür, daß die Bewegungen eines photonegativen *Oniscus* bei horizontaler Einwirkung einer Lichtquelle keinen tropotaktischen Charakter haben, liefert das einseitig geblendete Tier, bei dem ein Erregungsgleichgewicht an beiden Receptoren künstlich vereitelt wird. Würde die intakte Assel ihre Einstellung erregungssymmetrisch erlangen, so müßte man für das einseitig geblendete Tier erwarten, daß es stets in einem Bogen zur geblendeten Seite hin von der Reizquelle wegläuft, wie es auch A. Müller an ihren Isopoden beobachtet hat. Wenn aber bei ein und demselben photonegativen Tier neben diesen Bögen auch solche zur sehenden Seite hin und daneben auch geradlinige Spuren auftraten, so geht daraus hervor, daß Tropotaxis als Erklärung nicht in Frage kommt. In Spur 14 der Abb. 13 z. B. lief das rechts geblendete Tier in einer Richtung vom Licht fort, bei der es dauernd mit dem sehenden Auge Licht perzipieren mußte. Trotzdem fand keine Wendung zur geblendeten Seite statt, sondern das Tier bewegte sich in der einmal eingeschlagenen Richtung fort. Ein solches

Verhalten ist, wie ich schon oben beim intakten Tier hervorhob, weder durch Phobo- noch durch Tropotaxis zu erklären, wohl aber bestätigt es die Annahme, daß der photonegative *Oniscus* einer Reizquelle gegenüber auf das Licht bezogene Fluchtbewegungen ausführt, die sich in keines der KÜHNschen Schemata einordnen lassen.

In Widerspruch mit den Beobachtungen A. MÜLLERS konnte ich feststellen, daß das photopositive Tier auch nach Ausschaltung eines

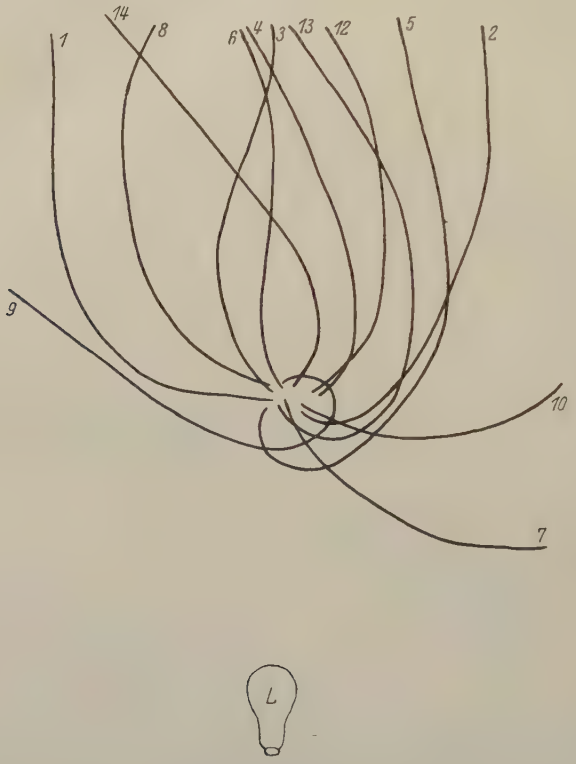


Abb. 13. *Oniscus*, rechts geblendet, photonegativ: bei horizontalem Licht.

Auges die Lichtquelle noch geradlinig zu erreichen vermag und daß es nicht, wie die Autorin angibt, in einem Bogen zur sehenden Seite daran vorbeiläuft (Abb. 14). Wenn in dem wiedergegebenen Spurbild das Tier zweimal die Reizquelle nicht auffand, so führe ich dies darauf zurück, daß das Tier völlig unorientiert war und dabei aus dem Versuchsfeld hinauslief.

Wie kommem nun diese Bewegungsbahnen zustande? Nach A. MÜLLER soll es sich auch in diesem Falle um eine tropotaktische

Reaktion handeln, indem der Körperseite des sehenden Auges schwächere Impulse zufließen. Diese Annahme wäre nach den Ergebnissen der Autorin wohl berechtigt, läßt sich aber nicht auf meine Befunde übertragen, da bei gerader Bahn (z. B. Spur 7 und 9) beide Körperseiten an der Fortbewegung in gleichem Maße beteiligt sein müssen. In meinen Versuchen war also trotz hochgradiger Erregungsasymmetrie der Receptoren ein symmetrisches Arbeiten der Effectoren beider Seiten zu kon-

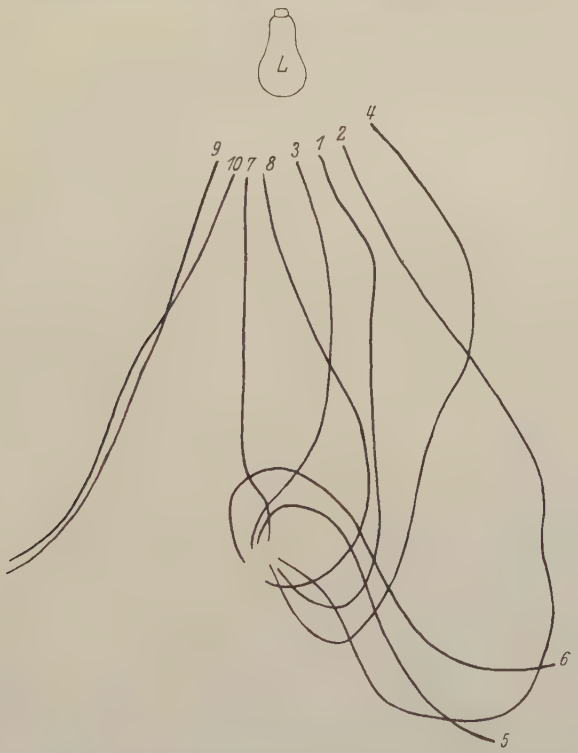


Abb. 14. *Oniscus*, rechts geblendet, photopositiv: bei horizontalem Licht.

statieren. Dieses Verhalten läßt sich aber nicht mit der Definition der Tropotaxis von Kühn (1919) in Einklang bringen. Wenn man aber versuchen wollte, diese Reaktionen in eines der Kühnschen Schemata einzuordnen, dann kommt nur die Telotaxis in Frage, weil eben *Oniscus* trotz einseitiger Blendung zur Reizquelle hinfindet.

Vergleichen wir die Bewegungen der photopositiven und der photonegativen Asseln bei horizontaler Einwirkung einer Lichtquelle, so sehen wir, daß in beiden Fällen eine gerichtete Lokomotion vorliegt. Doch nur dann, wenn, wie im Falle des photopositiven *Oniscus*, der

Orientierungspunkt dauernd vor dem Versuchsobjekt liegt, wird diese gerichtete Bewegung zu einer Fixierreaktion, die das Tier auf meist geradlinigem Wege zur Reizquelle hinführt.

Stark asymmetrische, rein zentral bedingte Erregungen sind bei *Oniscus* im allgemeinen ein typisches Merkmal ungerichteter Fort-

Abb. 15.

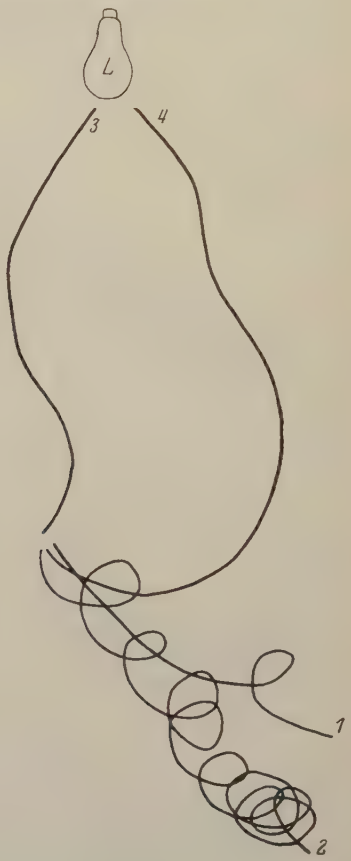


Abb. 16.

Abb. 15. *Oniscus*, links geblendet, photopositiv: bei horizontalem Licht.
Abb. 16. *Oniscus*, links geblendet: Umschlag der Lichtstimmung bei horizontalem Licht, Spur 1 und 2 photonegativ, 3 und 4 photopositiv.

bewegungen, jedoch können sie unter Umständen auch in horizontalem Licht auftreten. Bei den durch Abb. 15 und Abb. 16 Spur 1 und 2 wiedergegebenen Lokomotionen glaubte ich den Tieren geradezu einen gewissen »Kampf« ansehen zu können zwischen dem Bestreben, auf möglichst geradem Wege zur Reizquelle hinzugelangen bzw. von ihr wegzulaufen, und den zentral bedingten, ungleichen Erregungen der

beiden Körperseiten, wodurch das Tier veranlaßt wurde, von seiner auf das Licht bezogenen Richtung abzuweichen. Dieser »Kampf« zwischen der Wirkung der beiden Faktoren drückte sich äußerlich durch einen schräg-seitwärts gerichteten, unnatürlichen Gang aus. Der Unterschied zwischen diesen Spuren und ähnlichen bei Oberbeleuchtung ist der, daß eine auf den Reizort bezogene Bewegung vorlag, worauf es zurückzuführen ist, daß der rein positive *Oniscus* (Abb. 15) die Lampe erreichte, wenn wir von Spur 4 absehen, bei der nur zu Anfang die Lichtquelle wahrgenommen werden konnte. Bei diesem positiven Tier kann die Kreisbewegung niemals durch eine Lichtwirkung hervorgerufen sein, da sie zur geblendeten Seite erfolgte. Bei dem anderen *Oniscus* (Abb. 16) beobachtete ich schon im Dunkeln enge Kreise zur geblendeten Seite, die nur auf eine zentral bedingte, asymmetrische Erregung der beiden Körperseiten zurückzuführen sind. Denselben Drehsinn behielt das photonegative Tier auch bei, als es einer Lichtquelle gegenübergesetzt wurde, so daß es sich nun in einer Spiralbahn zur geblendeten Seite hin von der Reizquelle fortbewegte. Nach Durchlaufen der zweiten Spur zeigte dieses Individuum neben dem Umschlag zur positiven Phototaxis ein Verschwinden der Asymmetrie zentraler Impulse.

3. Im Zweilichterversuch.

a) Intakte Tiere.

Trafen die Strahlen einer Lichtquelle in horizontaler Richtung auf einen photonegativen *Oniscus*, so war, wie wir im vorigen Kapitel sahen, seine Fortbewegung wohl in bezug auf die Reizquelle gerichtet, jedoch der Weg nicht eindeutig festgelegt. Nachdem ich dies ermittelt hatte, versuchte ich festzustellen, wie sich ein photonegativer *Oniscus* verhalten würde, wenn man ihm statt einer Lichtquelle deren zwei von gleicher Stärke bot. Die dazu benutzten, 40 Watt starken Glühbirnen besaßen je einen Abstand von 50 cm vom Startpunkt, ihre Entfernung untereinander betrug 60 cm. Die Spuren sämtlicher photonegativer Isopoden auf diesen doppelten Reiz hin hatten genau dasselbe Aussehen wie im Einlichtversuch (Abb. 17).

Für das Zustandekommen der Bewegungsbahnen des photonegativen *Oniscus* im Zweilichterversuch gibt es zwei Erklärungsmöglichkeiten: A) Die beiden Lichter werden von dem Tier nicht getrennt, sondern als eine Einheit perzipiert und müssen dieselben Reaktionen auslösen, wie wenn an Stelle der zwei Lampen nur eine in der Mitte vorhanden wäre, oder aber B) der *Oniscus* perzipiert die beiden Lichter getrennt. In diesem Falle könnte er sich einerseits α) auf beide Reize

gleichmäßig einstellen und würde sich dann ungefähr in der Mittelsenkrechten der Verbindungslinie beider Lampen wegbewegen, Reaktionen, wie sie in Abb. 17 die Spuren 5 und 9 veranschaulichen. Andererseits β) könnte er sich unter zentraler »Ausschaltung« der einen Reizquelle nur nach der anderen orientieren (s. auch HERTER, 1929) und dementsprechende Wege zurücklegen, wie wenn nur diese existierte. Das Tier liefe dann entweder genau von der einen Lichtquelle weg (Spur 2, 6 und

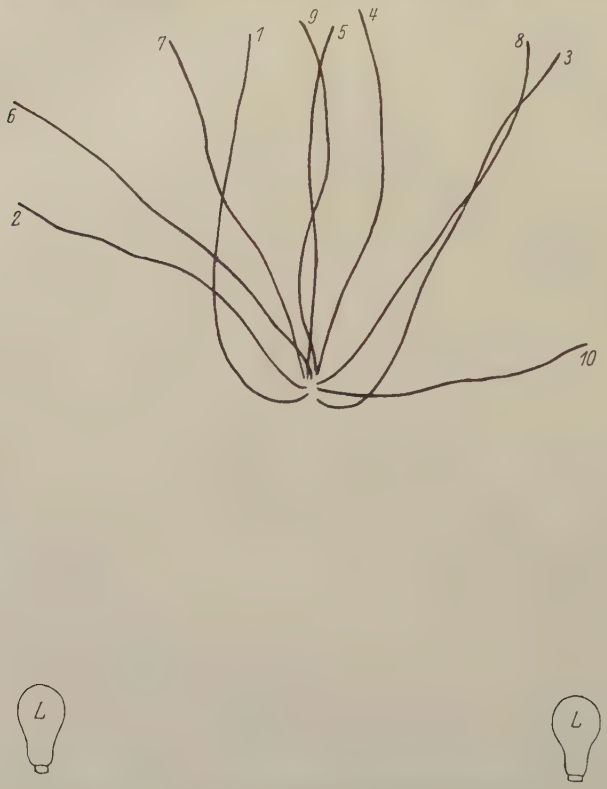


Abb. 17. *Oniscus*, photonegativ: im Zweilichterversuch.

8) oder aber die eingeschlagene Richtung bildete mit den genannten Spuren einen Winkel (Spur 7 und 10), der allerdings, bezogen auf diese eine richtunggebende Lampe, deshalb nicht in der im Einlichtversuch beobachteten Größe auftreten konnte, weil sich das Tier dann auf die andere Reizquelle zubewegt hätte, was ihm aber seine negative Lichtstimmung verbot.

Diese beiden Orientierungsweisen α und β würden genau dasselbe Spurbild hervorrufen, wie es bei der ersten Annahme A entsteht, und

auch wieder mit dem bei nur einer horizontal wirkenden Lichtquelle gewonnenen Resultat übereinstimmen. Die zweite Hypothese B, nach der also zwei getrennte Reize perzipiert werden, scheint mir wahrscheinlicher zu sein in Hinblick auf das Verhalten des photopositiven *Oniscus*, der sich, wie wir gleich sehen werden, auch im Zweilichterversuch sowohl nach einer als auch nach beiden Reizquellen orientiert.

In gewissen Fällen schließt das Verhalten des photonegativen Tieres die Annahme eines tropotaktischen Reaktionstypus aus; so mußte z. B. bei den Spuren 2 und 10 (Abb. 17) das Auge einer Körperseite von beiden Lampen ausgehende Strahlen aufnehmen, wodurch, wenn es sich um Tropotaxis gehandelt hätte, ein noch größerer Unterschied in den den beiden Körperseiten zufließenden Erregungen entstanden wäre als bei nur einer Lichtquelle. Wenn ein *Oniscus* sich im Zweilichterversuch genau nach einer der beiden Lampen orientiert, so bleibt doch immer noch der Reiz des anderen Lichtes, der bei erregungssymmetrischer Einstellung die Lokomotion beeinflussen müßte und von dem Tier nicht unberücksichtigt bleiben dürfte. Um meno- oder telotaktisches Verhalten kann es sich auch hier nicht handeln. Die Einwirkung von zwei Lichtquellen auf den photonegativen *Oniscus* ruft also ebenfalls lediglich auf das Licht bezogene Fluchtbewegungen hervor, die durch keine der bisher aufgestellten Reaktionsschemata zu erklären sind.

Bei photopositiven Tieren aus zahlreichen systematischen Tiergruppen liegen nach den Beobachtungen anderer Autoren im Zweilichterversuch verschiedene Bewegungstypen vor. Entweder orientieren sich diese Tiere von vornherein nur nach einem Reiz; oder sie richten sich anfangs nach beiden Reizquellen, um erst an einem bestimmten Punkte sich für ein Licht zu entscheiden. Die einzelne Bewegungsbahn ist nun nicht etwa für eine bestimmte Tiergruppe charakteristisch, sondern beide Typen können bei ein und demselben Individuum auftreten. In der Auslegung der reflexphysiologischen Vorgänge, auf denen diese zwei verschiedenartigen Spurkurven basieren, gehen die Meinungen der Autoren auseinander. So soll es sich nach v. Buddenbrock (1922) um Fixierreaktionen handeln, indem das Tier entweder das eine Licht als Marschrichtungspunkt wählt, ohne das andere zu beachten, oder indem es sich anfänglich so bewegt, daß beide Reize in die Fixierräume der Augen fallen, um sich dann, wenn ihm diese Möglichkeit auf Grund der Begrenztheit des Fixierraumes genommen ist, für die eine Reizquelle zu entscheiden. Diese Hypothese wird jedoch, vor allem in ihrem letzten Teil, von A. Müller und von Just (1927) bestritten. Beide Autoren sehen in den erwähnten Bewegungsbahnen tropotaktische Vor-

gänge. Bei der Lokomotion auf eine einzige Lichtquelle zu soll sich das Versuchstier von Anfang an in einem Erregungsungleichgewicht befinden, während es im anderen Falle sich zunächst erregungssymmetrisch zum Lichteinfall einstellt, d. h. in die Resultante der beiden wirkenden Kräfte, sich dann aber im Entscheidungspunkt durch ungerichtete Bewegungen dem einen Licht mehr nähert als dem anderen, wodurch die weitere Lokomotion bestimmt wird. Beim Seestern beobachtete Just, daß er unter Umständen bei der Lokomotion auf der Mittelsenkrechten auch noch über die Verbindungslinie der beiden Lichter hinaus sich fortbewegen kann. Just sieht hierin eine weitere Stütze für die tropotaktische Reaktion des Seesterns im Zweilichterversuch; doch ist es mir wahrscheinlicher, daß es sich hier lediglich um eine Reiznachwirkung handelt.

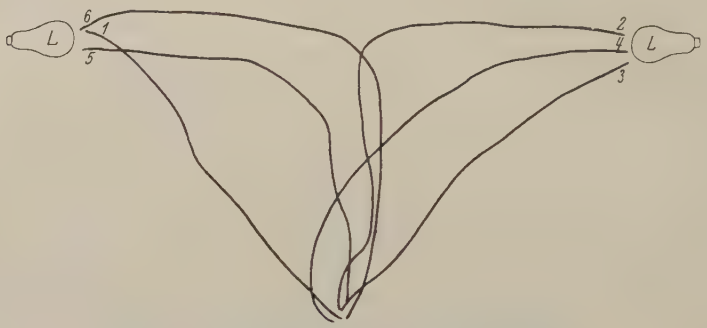


Abb. 18. *Oniscus*, photopositiv: im Zweilichterversuch.

Bei den Untersuchungen über das Verhalten des photopositiven *Oniscus* im Zweilichterversuch dienten mir ebenfalls zwei 40 Watt starke Glühbirnen als Reizquellen, die untereinander und vom Startpunkt 60 cm entfernt waren. Die Reaktionen verliefen so, wie ich sie oben anführte (Abb. 18): das Tier bewegte sich also entweder sofort auf eines der beiden Lichter zu, oder aber es lief anfänglich in der Mittelsenkrechten der Verbindungslinie beider Lampen bis zu dieser Linie hin oder etwas über sie hinaus, um dann bei einem Entscheidungswinkel von etwa 180° einem der zwei Lichter zuzustreben. Am Entscheidungspunkt selbst führte der *Oniscus* häufig, aber nicht immer, Pendelbewegungen aus. Diese beiden Bewegungstypen waren durch alle möglichen Übergangsformen miteinander verbunden. Welchem reflexphysiologischen Vorgang unterlagen nun diese Bahnen, hatten sie tropo- oder telotaktischen Charakter?

A. Müller, deren Isopoden, wie schon erwähnt, dieselben Spuren auf dem Rußpapier hinterließen, beschreibt und deutet den Verlauf der

Lokomotion folgendermaßen: Bei dem einen Bewegungstypus läuft das Tier anfänglich mit ungenauer Einstellung und kommt dabei der einen Lichtquelle näher, auf die es sich dann erregungssymmetrisch einstellt. Im andern Falle bewegt sich das Tier zunächst in Richtung der Resultanten der beiden wirkenden, gleich großen Kräfte fort. Wenn es die Verbindungslinie erreicht oder überschritten hat, nimmt es eine Lage ein, die das Tier durch die von vorn auftretende Dunkelheit veranlaßt, »spontane Bewegungen oder ungerichtete Unterschiedsreaktionen« auszuführen. Durch diese Bewegungen kommt es zu den beiden Lichtern in eine Schieflage, welche darüber entscheidet, wohin das Tier läuft. Nach A. Müller bewegen sich die Isopoden also in beiden Fällen tropotaktisch vorwärts.

Zu dieser Erklärung haben sich v. Buddenbrock und Schlieper (1926) an Hand von A. Müllers Spurbildern in sehr ablehnender Weise geäußert. Ihre Kritik richtet sich vor allen Dingen gegen die Spuren, die eine Mittelstellung zwischen den beiden extremen Bewegungstypen einnehmen. Bei ihnen besteht nach Ansicht der beiden Autoren ein Verhältnis der beiden Lichtstärken, das nicht mit dem Tropotaxisschema in Einklang zu bringen ist. Ferner lehnen sie die Annahme ab, daß das Tier kurz nach Überschreiten des Entscheidungspunktes kein Licht mehr aufnehmen könnte und deshalb nur durch die auftretende Dunkelheit in seiner Bewegung beeinflußt würde; denn gerade bei den Asseln ist das Gesichtsfeld nach hinten recht weit ausgedehnt. Zu diesem Teil der kritischen Bemerkungen möchte ich noch folgendes hinzufügen: Meines Erachtens läßt sich die Orientierung eines Tieres nach einer von zwei dargebotenen Lampen nur gezwungen mit der Tropotaxislehre vereinbaren. Denn inwiefern ist es überhaupt möglich, daß ein tropotaktisches Tier angesichts zweier Lichter sich geradlinig auf das eine zubewegt, ohne das andere im mindesten zu beachten? Es besteht doch bei diesen Spuren genau wie bei denen, deren Deutung im Müllerschen Sinne v. Buddebnrock und Schlieper verwarfen, in sehr erheblichem Maße ein Erregungsungleichgewicht. Warum wendet sich das Tier nicht nach der Seite, der ein schwächerer, lichtbedingter Impuls zufließen müßte? Bei diesen Reaktionen von einem anfänglich unorientierten Zustand zu sprechen, ist bei dem oft ganz geraden Spurverlauf unmöglich. Daß ungefähr die ersten 5 cm als unorientiert zu bezeichnen sind, ist gewiß in manchen Fällen wahrscheinlich, aber der unorientierte Zustand des Tieres müßte sich doch wohl weiter als über diese kurze Strecke ausdehnen, wenn die durch den Reiz der einen Lampe entstehenden Erregungen die des zweiten Reizes völlig überdecken sollen.

Nach meiner Ansicht ist dieser Bewegungstypus im Zweilichterversuch durch Tropotaxis niemals erklärbar, sondern kann nur als eine Fixierreaktion angesehen werden. Speziell bei *Oniscus* kommt noch hinzu, daß er, wie wir von den früheren Versuchen her wissen, sich einer Lichtquelle gegenüber stets telotaktisch einstellt. Was die tropotaktische Erklärung jener Bewegungsbahn angeht, bei der sich das Tier zunächst in der Mittelsenkrechten fortbewegt und sich dann in einem Entscheidungswinkel von 180° einer Reizquelle zuwendet, so haben dagegen schon v. Buddenbrock und Schlieper den Einwand erhoben, warum das Tier nicht über den Entscheidungspunkt hinaus in der Resultante läuft, wenn die hintere Ausdehnung des Gesichtsfeldes eine weitere Reizaufnahme gestattet und nach A. Müller das Auge der Isopoden als physiologisches Ganzes funktioniert. Dieselbe Autorin erklärt, daß »spontane Bewegungen bzw. ungerichtete Unterschiedsreaktionen« die weitere Lokomotion bestimmen. Bewegungen im Entscheidungspunkt habe ich nicht immer feststellen können, sondern häufig setzte das Tier, ohne anzuhalten, nach einer Drehung um 90° seinen Weg fort. Dagegen sah ich, daß die Assel zuweilen schon vor der Verbindungslinie Pendelbewegungen ausführte, und ich möchte schließen, daß sie bei solchen Bewegungen sich bald auf diese bald auf jene Lichtquelle einstellte. Nun wissen wir, daß sich der photopositive *Oniscus* beim Vorhandensein einer einzigen Lampe telotaktisch orientiert, also muß auch die nach der Entscheidung einsetzende Bewegung auf den einen Reizort zu eine Fixierreaktion sein.

Wenn nun im Zweilichterversuch die von vornherein geradlinig auf die eine Reizquelle gerichtete Lokomotion telotaktischen Charakter hat, wenn dasselbe auch für die Bewegung vom Entscheidungspunkt ab gilt, und wenn ferner die zwischen beiden Grenzformen auftretenden Übergänge nur durch Fixierreaktionen zu erklären sind, so muß endlich auch die Einstellung des Tieres in die Mittelsenkrechte eine Fixierbewegung sein. Für diese letzte Lokomotion ist die Erklärung v. Buddenbrocks vollkommen ausreichend: das Tier stellt sich so ein, daß beide Reizquellen in die nach vorn gelegenen Fixierräume fallen. Die Begrenzung des einzelnen Fixierraumes, der nach meinen Ergebnissen bei *Oniscus* ungefähr 180° umfaßt, bedingt im Entscheidungspunkt eine Wendung des Tieres nach einer der beiden Reizquellen, da es sonst jeden Orientierungspunkt verlieren würde. Es ergibt sich also aus meinen Versuchen, daß der photopositive *Oniscus* im Zweilichterversuch bei jeder Bewegungsbahn Fixierreaktionen ausführt.

b) Einseitig geblendete Tiere.

Wenn wir bedenken, daß das intakte photonegative Tier sich zwei Lichtern gegenüber genau so verhielt wie bei einer einzigen Lichtquelle, und wenn andererseits der einseitig geblendete *Oniscus* bei horizontaler Einwirkung einer Lampe dieselben Bewegungsbahnen zurücklegte wie der intakte, so ist zu erwarten, daß auch das einseitig geblendete, photonegative Tier im Zweilichterversuch dieselben nur in bezug auf das

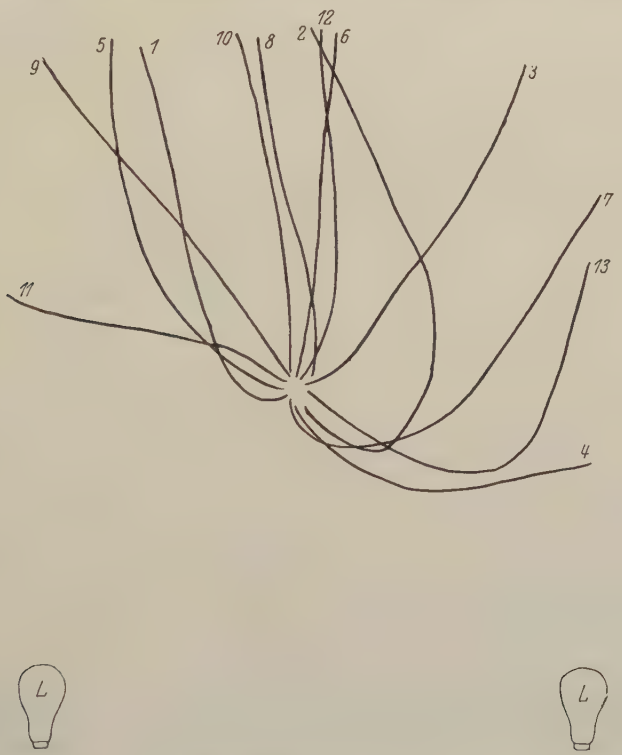


Abb. 19. *Oniscus*, rechts geblendet, photonegativ: im Zweilichterversuch.

Licht gerichteten Fluchtbewegungen ausführt wie in den anderen Versuchen. Aus Abb. 19 ist ersichtlich, daß diese Vermutung durch die Versuche bestätigt wurde. Wie es auch im Einlichtversuch zu beobachten war, konnten die Startwinkel nach der geblendeten Seite größer als 90° sein, weil das Tier mit dem nach dieser Seite gelegenen Auge keine Lichtstrahlen aufzunehmen vermochte. Genau wie beim intakten Tier bestehen theoretisch auch hier die beiden Möglichkeiten, daß das Tier entweder einen zusammenhängenden oder zwei getrennte Reize perzipierte.

Ebenso wie bei der Darbietung nur eines Lichtes das telotaktische Verhalten des photopositiven *Oniscus* besonders nach einseitiger Blendung klar zutage trat, liefert uns im Zweilichterversuch die Beobachtung des einseitig geblendeten Tieres einen sicheren Beweis für seine Orientierung durch Fixierbewegungen. Abb. 20 zeigt, daß sich auch solch ein nur mit einem Auge sehendes Tier genau wie ein intaktes bewegt, also entweder von Anfang an zu einer der beiden Lampen hin oder zunächst auf der Mittelsenkrechten, um sich erst später für die eine oder die andere Reizquelle zu entscheiden. Auffallenderweise war eine Bevorzugung des auf der intakten Seite befindlichen Lichtes nicht zu bemerken.

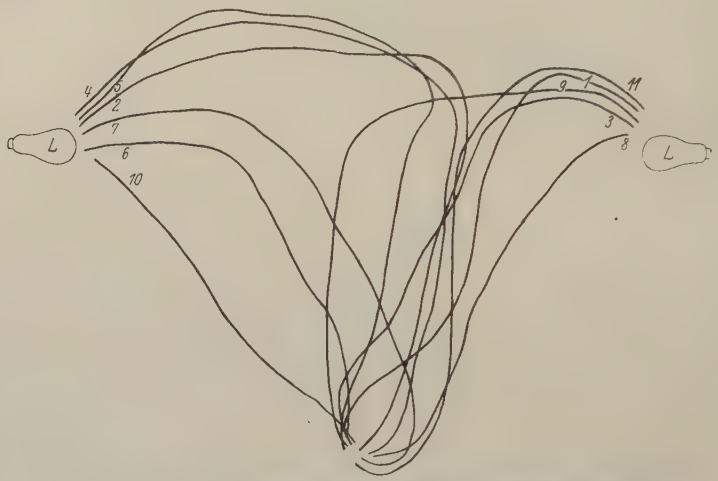


Abb. 20. *Oniscus*, rechts geblendet, photopositiv: im Zweilichterversuch.

Die in Abb. 20 wiedergegebenen Spuren 8 und 10 sind leicht zu verstehen, da die Assel auf verhältnismäßig gerader Bahn derjenigen Lichtquelle zulief, die es sich von vornherein als Marschrichtungspunkt genommen hatte. Wie ist es aber möglich, daß sich das einseitig geblendete Tier auch in der Mittelsenkrechten der Verbindungslinie beider Lampen fortbewegen konnte, wo man doch annehmen sollte, die Blendung mache eine gleichzeitige Fixierung beider Reizquellen unmöglich? Zum Verständnis dieser Lokomotion möchte ich darauf hinweisen, daß die am meisten nach oben blickenden Ommatidien des vorderen Augenteils eine Neigung zur Kopfmedianen besitzen und daß das ganze Auge nicht flach dem Kopfe anliegt, sondern selbst gewölbt ist. Außerdem müssen wir uns vergegenwärtigen, daß die eine Höhe von 7 cm besitzende Reizquelle das Versuchstier beträchtlich überragt. Auf diese Umstände ist

es zurückzuführen, daß *Oniscus* trotz der zwischen den Augen liegenden Wölbung des Kopfes mit dem einen Receptor allein Lichtstrahlen von beiden Lampen aufnehmen kann. Zu Beginn der Lokomotion wird der Unterschied der von beiden Lichtern auf das Tier einwirkenden Reizquantitäten nicht sehr groß sein; bewegt es sich aber von den zwei Lampen gleich weit entfernt in der Mittelsenkrechten fort, dann wird dieser Unterschied der beiden Reizgrößen um so mehr zunehmen, je näher das Tier dem Entscheidungspunkt kommt, da dann weniger Strahlen derjenigen Reizquelle, die nach der Seite des geblendeten Auges liegt, in den allein funktionsfähigen Receptor über die Kopfwölbung hinweg eintreten können. Auf der Verbindungslinie angekommen, kann sich das Tier dem stärkeren Reiz zuwenden, es kann sich aber auch (z. B. Spur 9) in einem Winkel von 90° nach der geblendeten Seite hin fortbewegen und so, was besonders bemerkenswert ist, dem schwächeren Reiz folgen. Dieses anfangs überraschende Verhalten wird verständlicher, wenn wir bedenken, daß das Tier im Entscheidungspunkt oft Pendelbewegungen ausführt, die beim einseitig geblendeten Tier viel häufiger auftreten als beim intakten. Erfolgen diese Bewegungen zur geblendeten Seite hin, so veranlassen sie eine größere Perzeptionsmöglichkeit der aus dieser Richtung kommenden Strahlen, so daß der Größenunterschied zwischen den beiden Reizquantitäten etwas verringert wird; die Pendelbewegungen sind aber niemals so ausgedehnt, daß das Tier den bisher stärkeren Reiz aus dem Auge verliert. Letzteres tritt erst dann ein, wenn sich der *Oniscus* zur anderen Lichtquelle in Bewegung setzt, sich also bereits für den bisher schwächeren Reiz entschieden hat. Die dann erfolgende Lokomotion beruht auf einer telotaktischen Orientierung nach dieser einen Lampe. Bei den Spuren 1, 3, 9 und 11 ist der Größenunterschied der beiden von dem linken Auge aufgenommenen Reize nicht so groß wie in Spur 9, da diese Lokomotionen von vornherein dem rechten Licht mehr genähert verlaufen.

Diese Ergebnisse beweisen, daß die Fortbewegung des photopositiven *Oniscus* im Zweilichterversuch auf Fixierbewegungen beruht.

Die ganzen bisherigen Resultate über das Verhalten von *Oniscus* im Dunkeln oder bei Reizung durch eine oder zwei Lichtquellen stehen in keiner Weise im Einklang mit den Versuchsergebnissen wie auch mit den Deutungen A. Müllers. Während ihre Untersuchungen Veranlassung gaben, die Asseln als »Musterbeispiele der Tropotaxislehre« (s. Lammert, 1928) zu bezeichnen, mußte ich feststellen, daß bei den

Isopoden die Orientierung nach einem Lichtreiz nicht in einer erregungssymmetrischen Einstellung besteht, sondern daß vielmehr das Tier, wenn es ihm die Lichtstimmung gestattet, eine telotaktische Reaktion zum Reiz hin ausführt. Die kritischen Bemerkungen von v. Buddenbrock und Schlieper bestehen also zu Recht.

4. Im Versuch mit einem Schirm.

a) Intakte Tiere.

Bisher ist erst bei Schnecken das Verhalten dunklen Gegenständen gegenüber experimentell untersucht worden. Der erste Versuch dieser Art ist der bekannte Bohnsche Grundversuch, der von Loeb zum Beweise seiner Tropismentheorie herangezogen wurde. Bohn (1905) fand, daß die vor zwei schwarze Schirme gesetzte Meeresschnecke *Littorina* bei der Vorwärtsbewegung immer zwischen ihnen hindurchkriecht. Dieses Ergebnis wurde von v. Buddenbrock (1919) an *Helix* und von Bierens de Haan (1921) an *Littorina* nachgeprüft, jedoch von beiden Autoren für unrichtig erklärt, da sie ermittelten, daß die Schnecken in einem solchen Zweischirmversuch sich auf eine der beiden Reizquellen zubewegten. Bei *Helix* fand v. Buddenbrock außerdem noch eine Orientierung in ähnlicher Form wie die der Lichtkompaßbewegung; im Sinne Kühns (1919) gesprochen heißt das, die Schnecke orientierte sich menotaktisch nach dem gebotenen dunklen Gegenstand. Ob aber die Schnecken in den Versuchen dieser drei Autoren sich nur nach den Schirmen orientierten, ob also eine rein auf Skototaxis beruhende Art der Fortbewegung vorlag, ist nicht mit Sicherheit anzugeben, wenn wir von den Versuchen absehen, bei denen *Helix* menotaktisches Verhalten zeigte. Es handelt sich bei diesen Untersuchungen vielmehr um eine Verknüpfung von photo- und skototaktischen Reaktionen, da dem Tier neben den Schirmen auch noch eine Lichtquelle zur Orientierung geboten wurde.

Um einen derartigen doppelten Reiz auszuschalten, benutzte ich zu den rein skototaktischen Experimenten folgende Versuchsanordnung: Vier senkrecht zueinanderstehende Wände von je 35 cm Höhe und 80 cm Seitenlänge waren auf einem ebenen Tisch aufgestellt. Die Innenseite der Wände war mit barytweißem Papier beklebt. In den Ecken dieser Arena, und zwar um 15 cm nach der Mitte zu verschoben, befand sich auf dem Tische liegend je eine 75 Watt starke Glühbirne. In der Mitte standen zwei 15 cm hohe Holzklötze, auf denen eine 2 cm dicke, quadratische Holzplatte von 68 cm Seitenlänge ruhte. Auf dieser Platte war eine mit weißem Papier überzogene Pappe durch Reißstifte be-

festigt, die ebenfalls mit weißem Papier bedeckt waren; diese weiße Fläche stellte das eigentliche Versuchsfeld dar. Da dieses Feld nur 68 cm Seitenlänge besaß, war zwischen ihm und den auf dem Tisch errichteten Wänden an allen vier Seiten ein Zwischenraum von je 6 cm vorhanden, durch den das Licht der Glühbirnen auf die vier das Versuchsfeld umgebenden Wände fiel; von dort wurde es reflektiert. Durch die Holzplatte wurde die von den Glühbirnen ausstrahlende Wärme zurückgehalten. Als dunkle Orientierungsflächen wurden den Tieren 10 cm lange und 7 cm hohe schwarze Samtrechtecke geboten, die beliebig auf dem Versuchsfeld aufgestellt werden konnten.

Zu den im folgenden zu beschreibenden Versuchen wurde sowohl

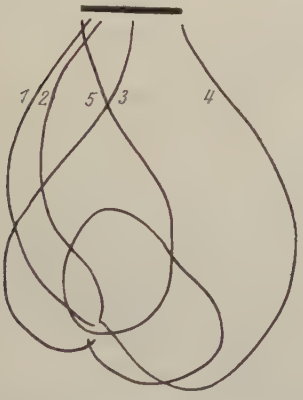


Abb. 21. *Oniscus*, photonegativ: im Einschirmversuch.

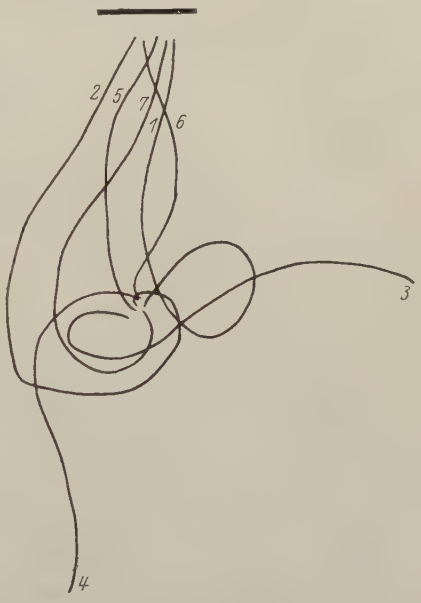


Abb. 22. *Porcellio*, rechts geblendet, photonegativ: im Einschirmversuch.

Oniscus wie *Porcellio* verwendet. Allerdings erwies sich die letztere Art als die geeignetere. Zunächst wurden die Isopoden in 32 cm Entfernung einem schwarzen Schirm gegenübergestellt, der in der Mitte einer Kante des Versuchsfeldes aufgestellt worden war. Abb. 21 gibt die Lokomotion eines *Oniscus* in Richtung eines solchen Schirmes wieder. Die Erreichung des Zieles erfolgte nicht auf so geradem Wege, wie wenn wir ein photopositives Tier auf eine Lichtquelle zukriechen lassen. Die Unsicherheit in der Fortbewegung und die dadurch bedingten Abweichungen sind wohl darauf zurückzuführen, daß der Intensitätsunterschied zwischen der Reizquelle und der übrigen Umgebung bei diesen Versuchen nicht so groß ist wie bei den phototak-

tischen Untersuchungen, so daß der von Seiten des Schirmes auf das Tier ausgeübte Reiz weniger intensiv ist als der von einer Lichtquelle ausgehende. Dieser geringe Reizwert ist vielleicht der Anlaß dazu, daß nicht jedes Tier bei allen Einzelversuchen zum Schirm hinfand, jedoch ließ sich bei der Mehrzahl der Versuchsobjekte ganz einwandfrei ein Einfluß des dunklen Schirmes auf die Orientierung festlegen. Die Fähigkeit, auf dunkle Gegenstände zu reagieren, scheint bei den verschiedenen Arten einer systematischen Tiergruppe verschieden stark ausgebildet zu sein; so machte ich die Beobachtung, daß *Porcellio scaber* sich im allgemeinen besser nach den Schirmen orientierte als *Oniscus asellus*, und bei zwei *Helix*-Arten fand v. Buddenbrock, daß die eine, *H. arbustorum*, sich sicherer nach dunklen Gegenständen richtete als eine andere, *H. nemoralis*. Benutzte ich statt des erwähnten Schirmes einen nur halb so breiten, so erhielt ich bei allen Tieren nur negative Versuchsergebnisse. Selbst diejenigen Individuen, die sonst gut skototaktisch reagierten, waren jetzt nicht mehr imstande, von dem 32 cm entfernten Start aus zu der verkleinerten Orientierungsfläche zu gelangen.

b) Einseitig geblendete Tiere.

Über den reflexphysiologischen Vorgang bei der Lokomotion des positiv skototaktischen Isopoden auf die Reizquelle zu gibt uns auch in diesem Falle das einseitig geblendete Tier genaueren Aufschluß, und zwar zeigt Abb. 22, daß ein *Porcellio* mit nur einem funktionsfähigen Auge zum Schirm hinfand. Er führte also genau wie das positiv phototaktische Tier einer Lichtquelle gegenüber eine Fixierreaktion zur dunklen Stelle hin aus. In der Abb. 22 enden zwar von 7 Spuren nur 5 an der Reizquelle, jedoch darf uns das nicht wundernehmen, da noch nicht einmal jedes intakte Tier den Schirm erreichte und die Blendung wahrscheinlich die Orientierung noch erschwerte. Bei Spur 4 ist zu berücksichtigen, daß das Tier während der Fortbewegung den Schirm überhaupt nicht perzipieren konnte, während ich bei der 3. Spur das Abirren dadurch erklären möchte, daß das schwarze Rechteck bei dieser Entfernung an der Grenze des Erkennungsbereiches lag; denn auch bei der ersten Spur läßt sich in diesem Abstand von der Reizquelle noch keine bestimmt gerichtete Lokomotion feststellen. Da es sich um zwei aufeinanderfolgende Spuren handelt, besteht auch die Möglichkeit, daß das Tier in dieser Zeit photopositiv war und sich gegen das vom Rande des Versuchsfeldes her einfallende Licht richtete. Aus den 5 übrigen Spuren geht aber eindeutig hervor, daß die positiv skototaktischen Isopoden telotaktische Bewegungen ausführten.

5. Im Vierschirmversuch.

a) Intakte Tiere.

Wie ich oben bereits erwähnte, und wie auch aus Abb. 22 hervorgeht, fand nicht jeder Isopode immer zum Schirm hin. Als Grund dafür habe ich den geringen Reizwert angeführt, den solch ein dunkler Gegenstand im Gegensatz zu einer Lichtquelle für die Asseln besitzen dürfte. Sobald sich nun das Tier in einer größeren Entfernung vom Schirm befindet, so sinkt die Reizintensität unter den Schwellenwert, und es kann

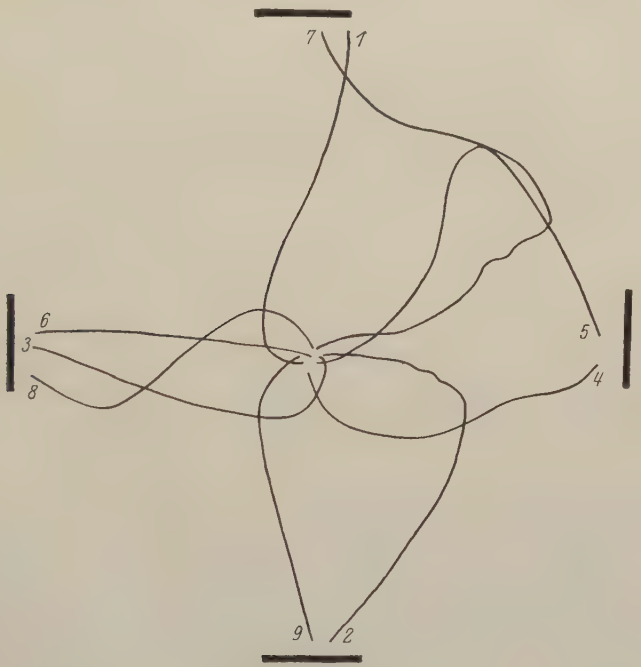


Abb. 23a.
Erklärung auf S. 225.

infolgedessen keine Reaktion erfolgen, während das Licht noch bei weit größerem Abstand auf das Tier einwirkte. Um nun den Versuchsobjekten die Orientierung zu erleichtern, wurden anstatt des einen Schirmes deren vier je in der Mitte der vier Seiten des Versuchsfeldes aufgestellt. Entfernte sich die Assel jetzt in beliebiger Richtung von ihrem Startpunkt, so mußte sie stets sehr bald an eine Stelle kommen, wo sie wenigstens einen der vier Schirme bemerkte und sich nach ihm richten konnte.

In einem solchen Vierschirmversuche fanden die Isopoden stets zu einer Reizquelle hin (Abb. 23a), und zwar liefen sie entweder sofort auf einen der Schirme zu, oder aber sie orientierten sich zunächst nach zwei Schirmen. Im letzteren Falle bewegten sie sich anfangs annähernd auf der Mittelsenkrechten der Verbindungslinie der beiden Schirme, um sich bei einem Winkel von 180° für eine der beiden Reizquellen zu entscheiden. Die Spuren 2 und 7 der Abb. 23a lassen erkennen, daß bei

Abb. 23b.
Erklärung auf S. 225.

diesen Versuchen zuweilen die Pendelbewegungen vor der Entscheidung eine Strecke weit mit dem ganzen Körper ausgeführt wurden, indem das Tier sich bei seiner Lokomotion bald diesem, bald jenem Schirm zuwandte und dadurch eine Zickzacklinie zurücklegte.

Daß es sich bei diesen Lokomotionen um telotaktische Reaktionen handelt, ist bei Berücksichtigung der phototaktischen und der bisherigen skototaktischen Versuche nicht mehr zweifelhaft und bedarf daher keiner weiteren Begründung.

Um nun nachzuprüfen, ob auch tatsächlich durch die Holzplatte die von den Lampen ausgehende Wärme soweit ausgeschaltet war, daß sie die Lokomotion der Tiere nicht beeinflußte, nahm ich eine andere Versuchsanordnung vor: Ich stellte jetzt die Schirme vor die Ecken des Versuchsfeldes, so daß die Tiere, um zur Reizquelle gelangen zu können, über die Stellen laufen mußten, unter denen sich die Glühbirnen befanden. Abb. 23b zeigt, daß die Bewegungsbahnen nicht durch irgendeine Wärmewirkung gestört wurden, denn auch diesmal endeten die Spuren stets in der Nähe der schwarzen Orientierungsflächen. Wurden dagegen sämtliche vier Schirme vom Versuchsfeld entfernt, so zeigte derjenige *Porcellio*, der bei dem durch Abb. 23a und b wiedergegebenen Experimenten verwandt worden war, ein völlig ungerichtetes Verhalten (Abb. 23c), ein weiterer Beweis dafür, daß die zuvor ausgeführten Wegeallein auf der Orientierung nach den Schirmen beruhten.

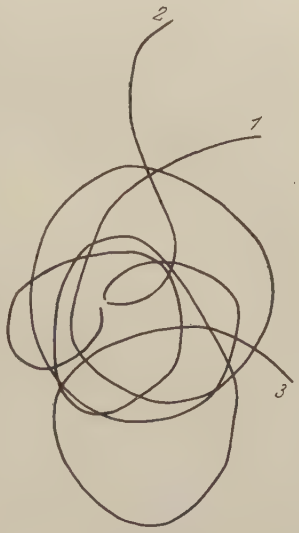


Abb. 23c.

Abb. 23. *Porcellio*, photonegativ: a vier Schirme stehen in den Kantenmitten des Versuchsfeldes. b vier Schirme stehen vor den Ecken des Versuchsfeldes, c Versuch ohne Schirme. (a bis c dasselbe Tier.)

b) Einseitig geblendete Tiere.

Im Zweilichterversuch hatte sich die photopositive Assel nach einseitiger Blendung ebenso verhalten wie ein intaktes Individuum; und genau so führte einseitige Blendung bei der photonegativen Assel im Vierschirmversuch keine Änderung herbei. Sie richtete sich also entweder sofort nach einer Reizquelle oder aber zunächst nach zweien, um sich erst später für einen Schirm zu entscheiden. Eine Bevorzugung der jeweils auf der ungeblendeten Körperseite befindlichen Orientierungsfläche war in beiden Fällen nicht zu beobachten. Wie im Zweilichterversuch, so konnte es also auch hier vorkommen, daß sich der Isopode im Entscheidungspunkt zur geblendeten Seite hinwandte (Abb. 24a, Spur 7 und 9). Es mußte also ein, wenn auch schwacher Reiz von diesem dann bevorzugten Schirm ausgehen, da eine solche Wendung zur geblendeten Seite sonst völlig unerklärlich wäre. Ich betonte zwar, daß für die Assel ein Schirm wahrscheinlich einen geringeren Reizwert als eine Lichtquelle besitzt, doch wird dieser Unterschied hier offenbar dadurch

wettgemacht, daß das Tier im Entscheidungspunkt näher an der Reizquelle ist als im Zweilichterversuch; denn während die Assel dort je 30 cm von den Lampen entfernt war, betrug ihr Abstand hier nur je 24 cm.

Wenn nun die Schirme vor die Ecken des Versuchsfeldes gestellt wurden, so orientierte sich das einseitig geblendete Tier nie mehr nach zwei Schirmen gleichzeitig, sondern stets nur nach einem einzigen Schirm, während die intakte Assel sich ebenso oft zu Beginn der Lokomotion nach zwei Reizquellen gerichtet hatte (s. Abb. 24b und 23b).

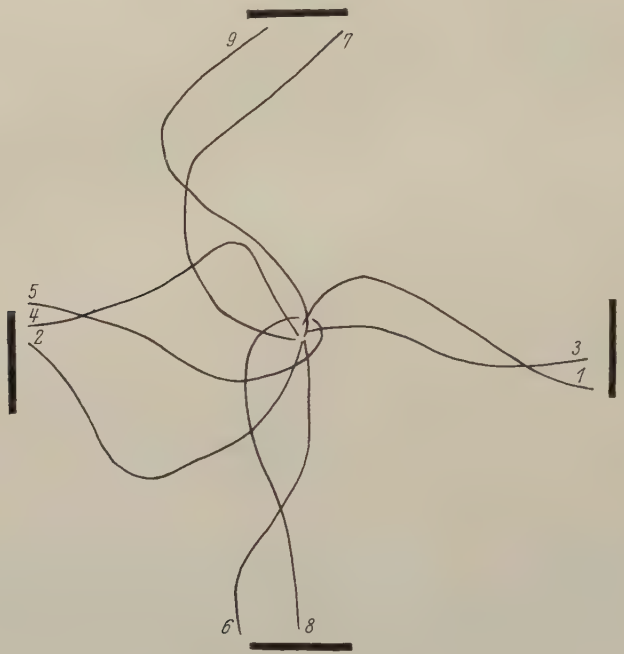


Abb. 24a. Erklärung siehe S. 227.

An der Anordnung der Schirme allein konnte das Fehlen eines Laufens in der Mittelsenkrechten nicht liegen, sondern es konnte nur durch die Ausschaltung des einen Auges veranlaßt worden sein. Durch die jetzige Versuchsanordnung wurde die Entfernung vom Startpunkt zu den beiden Reizquellen von 32 cm auf je 42 cm vergrößert, und dadurch wurden für das auf dem Startpunkt befindliche Tier die Reizintensitäten vermindert. Infolgedessen möchte ich es für wahrscheinlich halten, daß der Schirm, der auf der geblendeten Seite stand, für die Assel überhaupt keinen Reizwert mehr besaß; das Tier vermochte also nicht, sich nach ihm zu orientieren. Daraus folgt weiter, daß der einseitig geblendete *Porcellio*

sich in diesem Fall von Anfang an nur nach einem Schirm richten konnte, sich deshalb auch nicht in der Mittelsenkrechten vorwärtsbewegte, da diese Bahn eine Fixierung von zwei Reizquellen voraussetzt.

In den Skototaxisversuchen orientieren sich also die Isopoden in derselben Art und Weise, wie es bei der rein phototaktischen Reaktionsweise photopositiver Asseln der Fall ist. Es handelt sich also um eine ausgesprochene Fixierreaktion. Wir gelangten zu dieser Erkenntnis

Abb. 24 b.

Abb. 24. *Porcellio*, rechts geblendet, photonegativ: im Vierschirmversuch. Versuchsanordnung in a und b wie in Abb. 23 a bzw. b.

durch die Feststellung, daß bei beiden Orientierungsarten im Prinzip stets die gleichen Bewegungsbahnen auftraten, gleichgültig, ob wir bei den Versuchen intakte oder einseitig geblendete Tiere benutzten, und ob wir sie einer oder mehreren Reizquellen gegenüberbrachten.

6. Im Versuch mit einer Lichtquelle und einem Schirm.

Meine zu Beginn der Ausführungen aufgestellte Behauptung, daß die positive Skototaxis nicht identisch ist mit der negativen Phototaxis, bedarf noch eines Beweises, der durch die Darstellung der folgenden Versuche gegeben werden soll. Die Anordnung war hier eine ähnliche

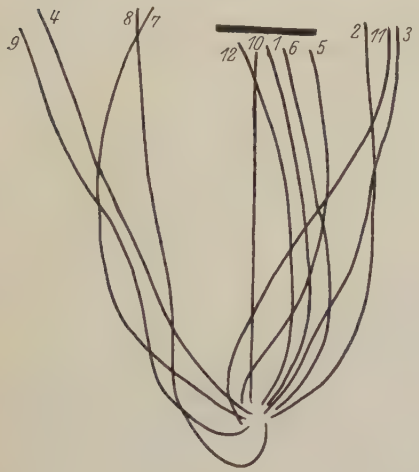
wie bei den Phototaxisversuchen, nur wurden an Stelle der schwarzen Wände weiße um den Tisch herum angebracht, und neben einer 40 Watt-Lampe wurde noch ein schwarzer Schirm als zweiter Orientierungspunkt aufgestellt. Von den Tieren wurden nur solche zu den Untersuchungen herangezogen, die gut skototaktisch reagierten.

Standen sich Schirm und Licht auf den Schmalseiten des Versuchsfeldes gegenüber, so endeten die Bewegungsbahnen des *Porcellio* nicht immer am Schirm, bei dem wiedergegebenen Spurbild (Abb. 25) sind es z. B. von 12 Spuren nur 5. Wurde nun die Lampe an ihrem Ort belassen, der Schirm aber in der Mitte einer Längsseite gestellt, so war folgendes zu beobachten: das Tier lief entweder von der Lichtquelle weg, ohne sich in seiner Richtung von dem Schirm beeinflussen zu lassen, oder es bewegte sich auf den Schirm zu, oder aber die Bewegungsbahn verlief zwischen den beiden angegebenen Richtungen, bald dieser bald jener genähert (z. B. Abb. 26).

Wenn nun das photonegative Tier stets die dunkelste Stelle seines Gesichtsfeldes zu erreichen suchen würde, oder mit anderen Worten, wenn negative Phototaxis und positive Skototaxis identisch wären, dann müßten wir verlangen, daß die Lokomotion des Tieres in beiden Versuchen zum Schirm hin erfolgte; denn er stellte bei weitem den dunkelsten Punkt des Versuchsfeldes dar. Da diese Reaktion aber durchaus nicht jedesmal eintrat, muß es sich hier um zwei verschiedene, wenn auch nahe verwandte Orientierungsarten handeln.

Wenn in den Versuchen, bei denen beide Reize dem Tier dieselbe Richtung vorschrieben, der größte Teil der Spuren nicht zum Schirm verlief, so kann es unmöglich daran gelegen haben, daß das Tier diesen Reiz nicht erkennen konnte, lief es doch oft in unmittelbarer Nähe am Schirm vorbei. *Porcellio* muß hier vielmehr lediglich von der negativen Phototaxis geleitet worden sein. Bei den fünf am Schirm endenden Spuren läßt sich nicht entscheiden, ob das Tier die dunkelste Stelle seines Horizontes als Marschrichtungspunkt gewählt hatte, oder ob es lediglich der negativen Phototaxis folgte. Auch in den nächsten Versuchen, bei denen die beiden Reizrichtungen senkrecht zueinander standen (Abb. 26), läßt sich es nicht genau festlegen, ob die zum Schirm hinfindenden Spuren 4 und 7 rein skototaktische Reaktionen darstellen, da ja auch bei alleiniger Wirkung der Lichtquelle derartige Startwinkel auftraten; jedoch liegt es auf Grund der gerade verlaufenden Lokomotion viel näher, in ihnen eine reine Fixierbewegung auf den Schirm hin zu sehen. Daß die Spuren 3 und 5 auf die negative Phototaxis zurückzuführen sind, ist wohl ohne weiteres einleuchtend, während die Spuren

1, 2, 6 und 8 als Interferenzerscheinungen aufzufassen sind, indem das Tier beiden Reizen gleichzeitig folgte. Der Einfluß des Schirms auf die Orientierung wird dadurch kenntlich, daß fast sämtliche Bahnen nur in der Hälfte des Versuchsfeldes verlaufen, auf der sich die schwarze Orientierungsfläche befindet, während die andere Hälfte im allgemeinen



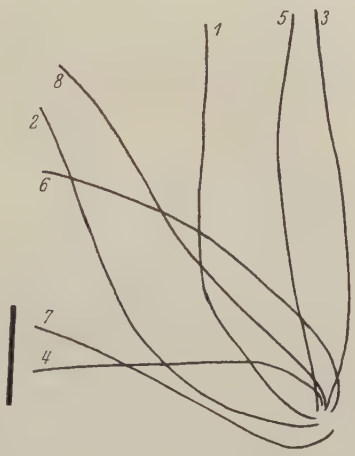


Abb. 25.

Abb. 26.

Abb. 25. *Porcellio*: im Versuch mit einem Schirm und einem Licht, die sich gegenüberstehen.
Abb. 26. *Porcellio*: im Versuch mit einem Schirm und einem Licht, deren Reizrichtungen aufeinander senkrecht stehen.

nicht aufgesucht wurde. Niemals aber wurde ein Startwinkel von mehr als 20° zu jener anderen Seite des Versuchsfeldes beobachtet, so daß die Wahrscheinlichkeit wächst, man habe es bei den Spuren 4 und 7 der Abb. 26 mit reiner Skototaxis zu tun.

Dieses Verhalten von *Porcellio* bei Reizung mit einer Lichtquelle und einem Schirm steht nach den Untersuchungen von v. Buddenbrock (1919) an *Helix* und Bierens de Haan (1921) an *Littorina* in

einem gewissen Gegensatz zu dem Verhalten der Schnecken, die bei der Gegenüberstellung von Licht und Schirm sich stets nach dem letzteren richteten. Während also die positive Skototaxis bei den Isopoden meistens von der negativen Phototaxis überdeckt wird, wird sie bei den Schnecken nicht durch diese gestört.

(Weiteres betreffs negativer Phototaxis und positiver Skototaxis sowie ihrer Interferenzen siehe in einer demnächst erscheinenden Arbeit von ALVERDES über dekapode Krebse.)

V. Zusammenfassung.

1. *Oniscus asellus* besitzt zwei Facettenaugen mit je 19 Ommatidien. Sein Gesichtsfeld schließt jederseits in der Vertikalen einen Winkel von 125° und in der Horizontalen von 175° ein, wobei die Achse des hintersten Ommatidium einen Winkel von 160° mit der Medianebene des Kopfes bildet (Abb. 1, 3 und 4).

2. Im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung bewegt sich ein und derselbe *Oniscus* sowohl im intakten wie im einseitig geblendeten Zustand bald auf einer Geraden, bald auf einer nach rechts und bald nach links gebogenen Bahn. Die Abweichung von der Geraden kann nur durch rein zentral bedingte asymmetrische Erregungen der beiden Körperseiten hervorgerufen werden (Abb. 5 und 10).

3. Bei horizontaler Einwirkung einer einzigen Lichtquelle treten beim photonegativen *Oniscus* lediglich auf das Licht bezogene Fluchtbewegungen auf, die durch keine der von KÜHN aufgestellten Reaktionstypen erklärt werden können. Das einseitig geblendete Tier verhält sich einem Licht gegenüber ebenso wie das intakte (Abb. 11 und 13).

4. Der photopositive *Oniscus* führt einer Lichtquelle gegenüber Fixierbewegungen aus, bei denen sowohl das intakte wie auch das einseitig geblendete Tier die Reizquelle erreichten (Abb. 12 und 14).

5. Im Zweilichterversuch zeigt der intakte und der einseitig geblendete photonegative *Oniscus* dieselben auf die Reizquelle bezogenen Fluchtbewegungen wie bei einer einzigen horizontal wirkenden Lichtquelle (Abb. 17 und 19).

6. Der photopositive *Oniscus* läuft, vor zwei Lichter gesetzt, entweder sofort mehr oder weniger geradlinig auf eine der beiden Reizquellen zu, oder aber er bewegt sich anfänglich in der Mittelsenkrechten der Verbindungslinie zweier Lichter, um dann bei einem Entscheidungswinkel von ungefähr 180° auf eines zuzulaufen. Beide Bewegungsbahnen können als Fixierreaktionen aufgefaßt werden: im ersten Fall wird von Anfang an nur eine Lichtquelle fixiert, im zweiten Fall zunächst beide,

und dann erst erfolgt im Entscheidungspunkt eine Wendung zu einer der beiden Lichtquellen. Auch für das einseitig geblendete Tier bestehen im Zweilichterversuch diese beiden Möglichkeiten; nach Ausführung des Laufes in der Mittelsenkrechten kann sich ein solches Tier auch für dasjenige Licht entscheiden, welches nach der Seite des geblendeten Auges gelegen ist (Abb. 18 und 20).

7. Bewegt sich *Porcellio* oder *Oniscus* in photonegativem Zustand auf einen schwarzen Schirm zu, dann beruht diese Lokomotion ebenfalls auf einer Fixierreaktion; denn er findet auch nach Ausschaltung eines Receptors die Reizquelle (Abb. 21 und 22).

8. Im Vierschirmversuch orientiert sich der photonegative *Oniscus* und ebenso *Porcellio* analog dem photopositiven *Oniscus* im Zweilichterversuch. Auch er richtet sich entweder nur nach einem Schirm oder aber zunächst nach zweien, um sich erst später bei einem Entscheidungswinkel von ungefähr 180° einem einzigen zuzuwenden. Bei geeigneter Versuchsanordnung legt auch der einseitig geblendete *Porcellio* beide Bewegungsbahnen zurück, ohne einen Schirm zu bevorzugen (Abb. 23 und 24).

9. Bietet man einem *Oniscus* oder *Porcellio* im photonegativen Zustande zugleich eine Lichtquelle und einen schwarzen Schirm zur Orientierung, so richtet er sich entweder nach dem Schirm oder nach dem Licht, oder aber es treten Interferenzerscheinungen auf, indem das Tier sich nach beiden Reizen gleichzeitig orientiert. Negative Phototaxis und positive Skototaxis sind also zwei verschiedene Reaktionstypen. Bei meinen Versuchen folgten die Asseln häufiger der ersteren als der letzteren.

10. Die gewonnenen Ergebnisse stehen mit der Angabe A. Müllers (1925), daß die Lichtorientierung der Landasseln tropotaktisch im Sinne von Kühn (1919) erfolge, nicht im Einklang.

Literaturverzeichnis.

Abbott, Ch. H., 1918: Reactions of land isopodes to light. Journ. of exp. Zool. 27, 193—246.

Alverdes, F., 1930: Tierpsychologische Analyse der intracentralen Vorgänge, welche bei dekapoden Krebsen die locomotorischen Reaktionen auf Helligkeit und Dunkelheit bestimmen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 137.

Bierens de Haan, J. A., 1921: Phototaktische Bewegungen von Tieren bei doppelter Reizquelle (Versuche an Littorinen und Daphnien). Biol. Centralbl. 41, 395—413.

v. Buddenbrock, W., 1915: Die Tropismentheorie von J. Loeb. Ein Versuch ihrer Widerlegung. Biol. Centralbl. 35, 481—506.
— 1917: Die Lichtkompaßbewegungen bei den Insekten, insbesondere den Schmetterlingsraupen. Sitz.-Ber. d. Heidelberger Akademie d. Wiss. Math.-Naturw. Klasse, B. Bd. 8.
— 1919: Versuch einer Analyse der Lichtreaktionen der Heliciden. Zool. Jahrb. Abt. f. allgem. Zool. u. Physiol. 37, 313—360.
— 1922: Untersuchungen über den Mechanismus der phototropen Bewegungen. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, Abt. Helgoland. 15, 1—19.
— 1928: Grundriß der vergleichenden Physiologie. Berlin.
— und Schlieper, 1926: Kritische Bemerkungen zur Arbeit A. Müllers: Über Lichtreaktionen von Landasseln. Zool. Anz. 67, 88—102.
Bohn, G., 1905: Attractions et oscilations des animaux marins sous l'influence de la lumière. Institut général psychologique. Mémoires I. Paris.
Dahl, Fr., 1916: Die Asseln oder Isopoden Deutschlands. Jena.
Fraenkel, G., 1927: Phototropotaxis bei Meerestieren. Naturwissensch. 15, 117—122.
Grenacher, 1879: Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen.
Herter, K., 1926: Versuche über die Phototaxis von Nereis diversicolor. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 4, 103—141.
— 1929: Reizphysiologie und Wirtsfindung des Fischegels Hemiclepsis marginata. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 8, 391—444.
— 1929: Studien über Reizphysiologie und Parasitismus bei Fisch- und Entenegeln. Sitz.-Ber. d. Ges. Naturforsch. Freunde.
Just, G., 1927: Untersuchungen über Ortsbewegungsreaktionen. I. Das Wesen der phototaktischen Reaktion bei Asterias rubens. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 5, 247—282.
Kühn, A., 1919: Orientierung der Tiere im Raum. Jena.
— 1926: Phototropismus und Phototaxis der Tiere. Handb. d. norm. u. path. Physiol. 12.
Lammert, 1926: Über Pigmentwanderung im Punktauge der Insekten sowie über Licht- und Schwerkraftsreaktionen der Schmetterlingsraupen. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 3, 225—278.
Loeb, J., 1913: Die Tropismen. Wintersteins Handbuch d. vergl. Physiol. 4.
Müller, A., 1926: Über Lichtreaktionen von Landasseln. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 3. 113—144.
Müller, H. L. H., 1924: Die Lichtreaktionen von Julus fallax und Polydesmus complanatus. Zool. Jahrb. Abt. f. allgem. Zool. und Physiol. 40, 399—488.

Lebenslauf.

Als Sohn des Postamtmanns Jakob Dietrich und seiner Ehefrau Hedwig, geb. Dörr, wurde ich, Otto Werner Dietrich, am 26. November 1906 zu Saar-Union (Elsaß) geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin evangelischer Konfession.

Infolge Versetzungen meines Vaters besuchte ich folgende Schulen: von Herbst 1912 bis August 1913 die Mittelschule zu Mülhausen (Elsaß), bis Ostern 1916 die Mittelschule zu Nienburg (Saale), von Ostern 1916 bis Ostern 1920 das Realgymnasium zu Bernburg (Anhalt), von 1920 ab das Realgymnasium zu Odenkirchen, das ich im Februar 1925 mit dem Zeugnis der Reife verließ, um Mathematik und Naturwissenschaften zu studieren. Seit Juli 1930 wohnen meine Eltern in Gladbeck (Westfalen).

Im Sommersemester 1925 studierte ich in Bonn, vom Wintersemester 1925/26 bis Sommersemester 1927 in Göttingen. Seit Wintersemester 1927/28 bin ich in Marburg immatrikuliert. Das Rigorosum bestand ich am 12. November 1930. Seitdem halte ich mich in Marburg auf.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Dozenten in Bonn: Hausdorff, Konen, C. Müller, Pfeiffer; in Göttingen: Ach, Bitter, Courant, Geiger, Grandjot, Jensen, Kühn, Landau, Pohl, Schmalenbach, Voit, v. Wettstein, Windaus; in Marburg: Alverdes, Claußen, Fraenkel, v. Haffner, Hensel, Korschelt, Meerwein, Schlieper, Schultze Jena, Weigel.

Ihnen allen bin ich zu größtem Danke verpflichtet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.